

KOIRAN AISTIEN AIVOPERUSTA

Taru Tammela

Kirjallisuuskatsaus
Eläinlääketieteen lisensiaatin tutkielma
Helsingin yliopisto
Eläinlääketieteellinen tiedekunta
Kliinisen hevos- ja pieneläinlääketieteen osasto
Farmakologian ja toksikologian oppiaine



Tiedekunta/Osasto Fakultet/Sektion – Faculty		Laitos/Institution– Department
Eläinlääketieteellinen tiedekunta		Hevos- ja pieneläinlääketieteen osasto
Tekijä/Författare – Author		
Taru Tammela		
Työn nimi / Arbetets titel – Title		
Koiran aistien aivoperusta		
Oppiaine /Läroämne – Subject		
Farmakologia ja toksikologia		
Työn laji/Arbetets art – Level	Aika/Datum – Month and year	Sivumäärä/ Sidoantal – Number of pages
Kirjallisuuskatsaus	05 / 2014	44
Tiivistelmä/Referat – Abstract		
<p>Kirjallisuuskatsauksen tavoitteena on yhdistää tietoa koiran aistien aivoperustasta yhdeksi kokonaisuudeksi. Koiran aistien aivokuorialueet pystytään suurin piirtein paikantamaan, mutta tiedossa on paljon aukkoja, eikä kaikkia aisteja ole juurikaan koottu yhteen. Lemmikeihin käytetään yhä enemmän aikaa, joten koiranomistajien ja eläinlääkäreiden tarve ymmärtää koiran kokemuksia maailmasta kasvaa. Tutkielman onkin tarkoitus myös näyttää tutkijoille, mitä asioita olisi vielä tutkittava lisää.</p> <p>Aistimus syntyy, kun tieto ärsykkeestä saapuu aistinelimestä koiran aivokuorelle. Aistimus ei ole suora kuva ympäristöstä, vaan tietoa muokataan sekä isoavokuorella että muualla aivoissa. Aivokuorella aistitieto kulkee ensimmäiseksi primäärisille projektioaistinalueille, ja aistimusten jatkokäsittely tapahtuu assosiaatioalueilla.</p> <p>Koiran kuuloaisti on tarkka, sillä se pystyy havaitsemaan myös ultraääntä. Kuuloaistimuksia käsitellään koiran ohimolohkolla. Keskeisin ektosylviaaninen alue on primäärinen kuuloalue, ja sieltä kuuloaistimus kulkee muille ektosylviaanisille alueille sekä koronaaliselle, suprasylviaaniselle ja sylviaaniselle alueelle.</p> <p>Koiralla on melko hyvä hämärä- ja syvyyssnäkö sekä dikromaattinen värinäkö. Primäärinen näköalue sijaitsee takaraivolahkon lateraalipoimussa. Jatkokäsittely tapahtuu takaraivo- ja ohimolohkoilla ektomarginaalisilla, suprasylviaanisilla, spleniaalisilla ja composite-alueilla.</p> <p>Hajuaisti on yksi koiran tärkeimmistä aisteista, ja siihen liittyvät anatomiset rakenteet ovat hyvin kehittyneitä. Hajuaistimuksia käsitellään pääasiassa aivojen ventraalipuolella piriformilohkolla ja entorinaalisella alueella. Yhteydet limbiseen järjestelmään ovat vahvat. Makuaisti ei ole yhtä tärkeä, sillä suuri osa siitä on todellisuudessa hajun aistimista. Koira aistii viisi perusmakua. Makuaivokuoren sijainnista koiralla ei ole varmuutta, mutta todennäköisesti se on ohimo-, otsa- tai päälakilohkolla.</p> <p>Tuntoaistiin kuuluvat kosketus, paine, kipu, värinä, kylmä ja kuuma. Niiden aistimista koiralla tehostavat tuntokarvat. Tuntoaistimuksia käsitellään koiran päälakilohkolla sigmoidaali-, koronaali-, suprasylviaanisessa ja ektosylviaanisessa poimussa somatosensorisilla alueilla 1 ja 2.</p> <p>Tasapaino- ja liikeaistimuksia käsitellään lähinnä ilman tietoista aistimusta koiran pikkuaivoissa, mutta myös isoavokuorella rekisteröidään osa ärsykeistä. Tasapainoalue sijaitsee päälakilohkolla, mutta sen tarkemmassa paikassa koiralla on vielä epäselvyyksiä.</p> <p>Tutkielmassa on käsitelty myös koiran liikeaivokuorta, sillä sieltä on paljon yhteyksiä aistinalueille ja se vaikuttaa koiran käyttäytymiseen. Liikeaivokuori koostuu kahdesta liikealueesta päälakilohkolla sigmoidaali- ja precruciate-poimuissa.</p> <p>Koiralla on kolme assosiaatioaluetta: kognitiivinen assosiaatioalue päälaki- ja takaraivolahkolla, tulkitseva assosiaatioalue ohimolohkolla sekä otsalahkon assosiaatioalue. Otsalahkon assosiaatioalue on koiralla kehittynein ja tutkituin. Assosiaatioalueilla esimerkiksi yhdistellään eri aisteihin liittyvää tietoa, verrataan sitä aikaisempiin kokemuksiin ja sovelletaan tuleviin.</p> <p>Koirien aivotutkimusta ovat jarruttaneet tutkimustapojen eettiset ongelmat, mutta teknologian kehitys mahdollistaa nykyisin koiraystävällisempiä tutkimusmenetelmiä. Etenkin koiran näkö-, maku- ja tasapainoaistin aivoperustassa on vielä tutkittavaa.</p>		
Avainsanat – Nyckelord – Keywords		
koira, aistinaivokuori, liikeaivokuori, projektioalue, assosiaatioalue, kuulo, näkö, haju, maku, tunto, tasapaino		
Säilytyspaikka – Förvaringställe – Where deposited		
Viikin kampuskirjasto		
Työn johtaja (tiedekunnan professori tai dosentti) ja ohjaaja(t) – Instruktör och ledare – Director and Supervisor(s)		
Johtaja: professori Outi Vainio, ohjaaja: tutkijatohtori Miimaaria Kujala		

Sisällysluettelo

1 JOHDANTO	1
2 KIRJALLISUUSKATSAUS.....	2
2.1 YLEISTÄ AISTIEN AIVOPERUSTASTA	2
2.1.1 Aivojen kehityksen alkua	2
2.1.2 Isoaivokuoren jaottelu	3
2.1.3 Aivokuoren alaiset aistitietoa käsittelevät osat.....	4
2.1.4 Koiran aistien jaottelu	5
2.2 KUULOAISTI.....	6
2.2.1 Yleistä kuuloaistista	6
2.2.2 Ääniärsyksen kulku korvasta aivoihin.....	6
2.2.3 Kuuloaistimusten käsittely: yhteydet talamuksesta aivokuorelle.....	7
2.2.4 Kuuloaistimusten käsittely aivokuoren eri osissa	9
2.3 NÄKÖAISTI.....	10
2.3.1 Yleistä näköaistista.....	10
2.3.2 Näköaistimus silmästä aivoihin.....	11
2.3.3 Syvyysnäkö	12
2.3.4 Näköaistimusten käsittely aivokuorella	13
2.4 HAJUAISTI.....	17
2.4.1 Yleistä hajuaistista	17
2.4.2 Hajutiedon kulku kirsusta aivoihin.....	17
2.4.3 Hajuaistimusten käsittely aivokuorella.....	19
2.4.4 Vomeronasaalielin	19
2.5 MAKUAISTI	20
2.3.1 Yleistä makuaistista	20
2.3.2 Makuaistitieto makunystyistä aivoihin	21
2.3.3 Makuaistimusten käsittely aivokuorella	21

2.7 TUNTOAISTI.....	22
2.7.1 Yleistä tuntoaistista	22
2.7.2 Tuntoaistintiedon kulku tuntosensorista aivoihin.....	23
2.7.3 Tuntoaistimusten käsittely aivokuorella.....	23
2.7.4 Kipu	26
2.8 TASAPAINO-, ASENTO- JA LIIKEAISTI.....	27
2.8.1 Yleistä proprioseptiosta	27
2.8.2 Proprioseptisen tiedon kulku reseptoreista aivoihin	27
2.8.3 Tasapaino- ja liikeaistimusten käsittely pikkuaivoissa.....	28
2.8.4 Tasapainoaistimusten käsittely isoavokuorella	29
2.9 LIIKEAIVOKUORI	30
2.9.1 Liikeaivokuoren järjestys	30
2.9.2 Liikeaivokuoren sijainti	31
2.10 ASSOSIAATIOALUEET	32
2.10.1 Yleistä assosiaatioalueista	32
2.10.2 Kognitiivinen assosiaatioalue.....	33
2.10.3 Tulkitseva assosiaatioalue	34
2.10.4 Otsalohkon assosiaatioalue	34
3 POHDINTA.....	37
4 YHTEENVETO.....	40
LÄHTEET	42

1 JOHDANTO

Tieteellistä tutkimusta koiran aistien aivoperustasta on melko paljon, mutta tieto on sirpaleista. Samaan aistiin liittyviä tutkimuksia ei ole juurikaan yhdistelty, ja erityisesti kaikki aistit aivokuorella yhdistävä tutkimustieto puuttuu lähes kokonaan. Tällä hetkellä kaikki koiran aisteja käsittelevät aivokuorialueet osataan suunnilleen paikallistaa. Eniten tietoa on kuulo- ja tuntoaivokuoreen sekä eri aisteja yhdistelevään otsalohkon assosiaatioalueeseen liittyen. Vähiten tietoa on makuun ja tasapainoon liittyvistä aivokuorialueista sekä päälaki- ja ohimolohkojen assosiaatioalueista. Myös koiran näkö- ja hajuaivokuoreessa riittäisi vielä tutkittavaa. Joidenkin aistien, erityisesti maun, kohdalla tieto on eri tutkimuksissa ristiriitaista.

Ensimmäiset englanninkieliset tutkimukset koiran aistien käsittelystä aivokuorella ovat noin 1900-luvun puolivälistä. Tutkimus jatkuu edelleen, sillä usean aistin kohdalla koiran aivokuoritoiminta on yhä hiukan hämärän peitossa. Tutkimusta ovat hidastaneet tutkimusten hankalat eettiset lähtökohdat. Kaikissa vanhemmissa tutkimuksissa käytetyt koirat on esimerkiksi täytynyt lopettaa joko jo tutkimusten aikana tai niiden jälkeen, sillä niissä on vaadittu voimakasta aivojen käsittelyä. Nykytilanne näyttää kuitenkin valoisalta, sillä uusien tutkimusmenetelmien kautta koirien aivot toimintaa pystytään tutkimaan myös vahingoittamatta koira. Toisaalta koiratutkimusta on hidastanut myös kissoihin kohdistunut tutkimus. Kissatutkimus on halvempaa kuin koiratutkimus ja lisäksi kissoja pidetään usein sosiaalisesti pienemmässä arvossa kuin koiria, joten kissa on valittu koira useammin koe-eläimeksi. Lisäksi on ajateltu, että koiran ja kissan aivot muistuttavat suurelta osin toisiaan, sillä molemmat ovat domestikoituneita lihansyöjiä.

Kuluttajatutkimuskeskus ja Tilastokeskus julkaisivat vuonna 2013 tutkimuksen, jonka mukaan kotitalouksissa lemmikkieläimiin käytetty aika on kolmen vuoden aikana lisääntynyt 25 %. Vaikuttaa siis siltä, että tutkijoiden ja eläinlääkäreiden lisäksi myös aivan tavallisilla ihmisillä on kasvava tarve saada tietoa koiran kokemasta havaintomaailmasta. Koiran aistimaailmaan liittyy monia uskomuksia, mutta harvalla

tavallisella kansalaisella on näille maallikotiedoille minkäänlaisia todisteita tai tieteellisiä perusteluja.

Tämän liseniaatin tutkielman tavoitteena on yhdistää koiran aisti- ja havaintomaailmasta tällä hetkellä saatavilla oleva tieto yhdeksi koosteeksi. Tutkielman tarkoituksena on auttaa koiranomistajia ja eläinlääkäreitä ymmärtämään koiran havaintomaailmaa ja sitä kautta helpottaa ihmisten ja koirien välistä kanssakäymistä ja mahdollisesti myös diagnoosin tekemistä. Tavoitteena on myös tuoda esille, minkälaista tietoa koiran aistien aivoperustasta vielä puuttuu ja saada sitä kautta tutkijoille tieto siitä, mikä on tutkimuksen tämänhetkinen tilanne.

Tutkielmassa keskitytään koiran aistihavaintojen käsittelyyn aivoissa ja erityisesti aivokuorella. Tarkoituksena on perehtyä makroskooppisiin rakenteisiin, joten histologia, solutyypit ja reseptorit jätetään tutkielmasta pois. Myös selkäytimen hermoradat ja epätieteelliset uskomukset rajataan tutkielman ulkopuolelle. Tutkielmaan on otettu mukaan jonkin verran tietoa myös kissojen aivokuorialueista niiltä osin, kun riittävää koiriin liittyvää tietoa ei ole ollut saatavilla.

Kirjallisuuskatsauksessa käsitellään ensin yleisesti koiran aivoja ja aisteja (luku 2.1). Seuraavaksi käydään läpi kuulon, näön, hajun, maun, somatosensorisen ja proprioseptisen aistin aivoperusta (luvut 2.2 – 2.8). Viimeiseksi keskitytään liikeaivokuoreen (luku 2.9) ja assosiaatioalueisiin (luku 2.10).

2 KIRJALLISUUSKATSAUS

2.1 YLEISTÄ AISTIEN AIVOPERUSTASTA

2.1.1 Aivojen kehityksen alku

Aivojen kehitys alkioalla tapahtuu kaikilla nisäkkäillä, myös koiralla, melko samankaltaisesti. Alkion kehityksen alkuvaiheessa sen dorsaalipuolelle syntyy hermostoputki, joka pullistuu anteriorisesta päästään muodostaen etuaivot, keskiaivot ja taka-aivot. Etuaivoihin kasvaa kaksi pullistumaa, joista kehittyy isoaivojen

(cerebrum) kaksi puoliskoa. Keskiaivoista kehittyy aivorunko (brainstem) ja taka-aivoista puolestaan kehittyvät pikkuaivot (cerebellum) ja selkärangan (vertebral column) anteriorinen osa. (Sjaastad ym. 2010.)

Isoaivoissa hermosolut liikkuvat kohti aivojen pintaa, jolloin muodostuu isoavojen aivokuori eli neokorteksi (Sjaastad ym. 2010). Aikuisen koiran aivokuori on noin kaksi millimetriä paksu (Sjaastad ym. 2010), ja sen pinta on täynnä poimuja (gyri) ja uurteita (sulci), jotka lisäävät sen pinta-alaa (König & Liebich 2008, Evans & de Lahunta 2010, Sjaastad ym. 2010). Kuori on järjestäytynyt toiminnallisiin yksiköihin, pystysuuntaisiin pylväisiin, jotka ulottuvat koko kuoren läpi (König & Liebich 2008). Jokainen pylväs sisältää satoja hermosoluja ja on yhteydessä tiettyyn aistinreseptorisoluryhmään (König & Liebich 2008). Kuori koostuu harmaasta aineesta eli hermosolujen soomista. Isoavojen ydin taas on pääasiassa valkeaa ainetta eli myeliinitupellisia aksoneita (König & Liebich 2008). Myös ytimessä on harmaan aineen kasaumia, tyvitumakkeita (König & Liebich 2008).

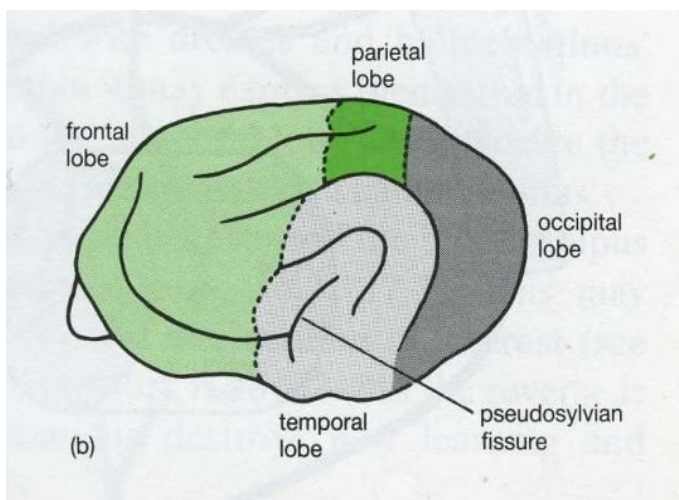
2.1.2 Isoaivokuoren jaottelu

Isoavojen aivokuori voidaan jakaa osiin fylogeneettisen iän, tehtävien tai spatiaalisen sijainnin perusteella (König & Liebich 2008, de Lahunta & Glass 2009). Fylogeneettistä iän perusteella aivokuori jakautuu kolmeen osaan (König & Liebich 2008, de Lahunta & Glass 2009). Vanhin ja ventraalisin osa on *paleopallium*, jossa käsitellään enimmäkseen hajuaistimuksia, ja siihen kuuluvat hajukäämi (olfactory bulb), hajuvarsi (olfactory peduncle) ja piriformilohko (piriform lobe; König & Liebich 2008, de Lahunta & Glass 2009). Toiseksi vanhimpia, kaikista mediaalisimpia osia kutsutaan *archipalliumiksi*, joka kulkee aivopuoliskoien välisestä pitkittäisuurteesta syvemmälle aivoihin ja sisältää limbiseen järjestelmään kuuluvan hippokampuksen (König & Liebich 2008, de Lahunta & Glass 2009). Jäljelle jäävät osat isoaivokuoresta kuuluvat nuorimpaan *neopalliumiin*, jossa käsitellään kaikkia muita aisteja paitsi hajua (König & Liebich 2008). *Neopalliumin* koko on koiralla 70 % koko aivojen koosta (Sjaastad ym. 2010).

Isoaivokuori jakautuu myös tehtävien perusteella kolmeen osaan: aistien projektioalueisiin, hajuaivoihin (rhinencephalon) ja assosiaatioalueisiin (King 1987). Projektioalueet ovat aivokuorella ensimmäisiä alueita, joihin kaikki aistitieto hajua

lukuunottamatta kulkee (King 1987). Myös primäärinen liikeaivokuori, josta liikekäskyt lähtevät, kuuluu projektioalueisiin (King 1987). Hajuaivoihin kuuluvat hajuaistimuksia käsittelevä aivokuori ja limbisen järjestelmän aivokuorialueet (King 1987, König & Liebich 2008). Assosiaatioalueilla yhdistellään ja tulkitaan eri aistialueiden tietoja (King 1987, König & Liebich 2008).

Spatiaalisesti kallonsisäisen sijainnin perusteella aivokuori voidaan jakaa neljään osaan (kuva 1): otsalohko (frontal lobe), ohimolohko (temporal lobe), päälakilohko (parietal lobe) ja takaraivolohko (occipital lobe). Eri lohkoilla on enimmäkseen erilaiset tehtävät eri aistien käsittelyssä. (King 1987.)



Kuva 1. Koiran aivokuoren jako lohkoihin niiden kallonsisäisten sijaintien perusteella (King 1987, kuva jälleenkäytetty kustantajan luvalla). Lateraalinen näkymä vasemmasta aivopuoliskosta, jossa koiran kuono sijaitsee kuvassa vasemmassa reunassa.

2.1.3 Aivokuoren alaiset aistitietoa käsittelevät osat

Aistitietoa muokataan muuallakin kuin isoavokuorella. Ennen isoavokuorta kaikkien muiden aistien paitsi hajun aistinreseptoreista tuleva tieto kulkee väliaivojen talamuksen kautta. Talamustumakkeiden lisäksi aistitietoa käsitellään myös muissa aivorungon tumakkeissa, limbisessä järjestelmässä ja aivoverkostossa. Tasapainoaistimuksia puolestaan käsitellään pääasiassa pikkuaivoissa isoavojen sijaan. (König & Liebich 2008, Sjaastad ym. 2010.)

Limbinen järjestelmä koostuu aivojen osista, jotka vaikuttavat moniin autonomisiin toimintoihin, tunteisiin, muistiin, sosiaaliseen käyttäytymiseen ja motivaatioon (König & Liebich 2008, de Lahunta & Glass 2009, Sjaastad ym. 2010). Siihen kuuluu osia sekä aivokuorelta että aivojen sisältä (König & Liebich 2008, de Lahunta & Glass 2009, Sjaastad ym. 2010). Kuoriosat sijaitsevat mediaalisesti ja ventraalisesti, ja niihin kuuluvat piriformilohko, aivosaareke (insula), pihtipoimu (cingulate gyrus), parahippokampaalinen poimu, aivopuoliskojen väliseinämaalue (johon kuuluvat subkallosaalinen alue ja väliseinämatumakkeet) ja hippokampus (König & Liebich 2008, de Lahunta & Glass 2009, Sjaastad ym. 2010). Aivojen sisäisiä limbisen järjestelmän osia ovat amygdala eli mantelitumake piriformilohkon yläpuolella, väliaivojen talamuksen rostraalinen tumake, käpylisäkkeen varren tumake ja hypotalamuksen nisälisäke (mamillary body) sekä keskiaivojen intercrural-tumake (König & Liebich 2008, de Lahunta & Glass 2009, Sjaastad ym. 2010). Vaikka useiden aistien aivokuorialueilta on yhteyksiä limbiseen järjestelmään, koiran hajuaivokuorelta sinne kulkevat hermoradat ovat erityisen vahvat, ja hajuaistimusten voidaankin olettaa vaikuttavan erityisen paljon koiran tunnetiloihin (Sjaastad ym. 2010).

Aivoverkosto (reticular formation) on nimensä mukaisesti toisiinsa yhdistyneiden hermosolujen verkosto, joka kulkee ympäri aivorunkoa ja selkäydintä ja jossa kulkee hermoratoja myös isoavokuorelle (King 1987, Sjaastad ym. 2010). Se vastaanottaa kaikkiin aisteihin sekä liikekäskyihin liittyvää tietoa, jonka avulla se herättelee keskushermostoa vastaanottamaan aistitietoa, kuljettaa kipuaistitietoa sekä säätelee tahdonalaisia liikkeitä, lihasten asentoa ja autonomisia toimintoja, kuten valvetilaa, verenkiertoa, oksentamista, nielemistä ja hengitystä (King 1987, Sjaastad ym. 2010). Aivoverkostossa on laskeva (informaatiota aivokuorelta aistinelimiin vievä) ja nouseva (informaatiota aistinelimistä aivokuorelle vievä) osa, jotka ovat myös keskenään yhteydessä (King 1987).

2.1.4 Koiran aistien jaottelu

Koiran aistit voidaan jakaa vartaloaisteihin ja erityisaisteihin. Vartaloaisteihin kuuluvat ihoon, luihin ja lihaksiin liittyvät somaattiset aistit sekä kehonsisäisiin tuntemuksiin liittyvät viskeraaliset aistit, kun taas kuulo, näkö, haju ja maku ovat erityisaisteja.

Aistinreseptoreista lähtee paljon tietoa aktiopotentiaaleina kohti aivoja, mutta vasta silloin, kun tieto saapuu aivokuorelle, syntyy tietoinen aistimus, joka riippuu siitä, mihin kohdalle aivokuorella tieto päätyy. Koiran aistimus ei ole suora kuva ympäristöstä, vaan se aistii aistinelinten kautta vain rajoitetun määrän asioita, ja reseptoreista tulevaa tietoa muokataan sekä aivokuorella että jo matkalla sinne. (Sjaastad ym. 2010.)

2.2 KUULOAISTI

2.2.1 Yleistä kuuloaistista

Koiran kuuloaisti on usealla tavalla tarkempi kuin ihmisen (Bubna-Littitz 2007, Sjaastad ym. 2010). Koiran kuuloalue ulottuu infraäänen rajalta (20 Hz) yli ultraäänen rajan (20 kHz) aina 60 kHz:iin asti, kun taas ihmiset eivät voi kuulla ultraääntä ollenkaan (Bubna-Littitz 2007, Sjaastad ym. 2010). Koirat pystyvät myös käyttämään ultraääntä, sillä pennut kommunikoivat emänsä kanssa ultraäänellä ahdistavissa tilanteissa (Bubna-Littitz 2007). Ultraäänen kuulemisesta on hyötyä myös saalistamisessa, sillä monet pienet jysijät äänтелеvät ultraäänellä (Bubna-Littitz 2007). Koira pystyy erottamaan toisistaan kaksi eri ääntä, jos niiden välinen tulokulma korvaan on vähintään yksi aste, kun ihmisellä vastaava kulma on oltava vähintään neljä astetta (Bubna-Littitz 2007). Myös tämä ominaisuus on tärkeä, jos koira saalistaa puita ja pensaita täynnä olevassa maastossa (Bubna-Littitz 2007).

Koira pystyy havaitsemaan ääniärsyksen suunnan, kun ääniaallon vaiheen muutos havaitaan aivorungon ylemmissä oliivikumakkeissa ja kuuloaivokuorella verrataan oikeaan ja vasempaan korvaan tulevien äänten intensiteettiä. Koira voi helpottaa äänen suunnan tunnistamista myös korvanlehtien liikkeiden avulla. (Bubna-Littitz 2007.)

2.2.2 Ääniärsyksen kulku korvasta aivoihin

Tieto kuuloärsykkeestä lähtee kuulotasapainohermon (vestibulocochlear nerve) mukana sisäkorvasta kohti aivokuorta (King 1987, König & Liebich 2008). Kuuloaistimus kulkee simpukan kierteistumakkeesta aivorungon kuulotumakkeeseen, jossa suurin

osa hermosyistä jatkaa aivojen kontralateraaliseen puolelle muodostaen risteymän (trapezoid body; King 1987, König & Liebich 2008). Tämän jälkeen hermosyyt liittyvät lateraaliseen hermorataan eli kuulovempelleeseen ja kulkevat talamuksen sisemmän polvitumakkeen (medial geniculate nucleus, MGN) kautta isoavokuorelle (King 1987, König & Liebich 2008). Osa kuulotumakkeesta lähtevistä aksoneista menee keskiaivojen kaudaaliin kuulokukkuloihin, joista ohjataan kuuloon liittyviä refleksejä, kuten pään kääntymistä äänen suuntaan (King 1987).

2.2.3 Kuuloaistimusten käsittely: yhteydet talamuksesta aivokuorelle

Kuuloaistimusten käsittely tapahtuu aivokuorella pääasiassa ohimolohkolla ektosylviaanisisällä, suprasylviaanisisällä, koronaalisella ja sylviaanisisällä alueella (Tunturi 1950, Kosmal 2000, Kosmal & Malinowska 2003). Kuuloalueen dorsaalinen raja on suprasylviaanisisessä uurteessa, ventraalinen raja posteriorisen ektosylviaanisen poimun ja composite-poimun kohtaamispisteessä, anteriorinen raja anteriorisen ektosylviaanisen poimun dorsaalipäässä ja posteriorinen raja suprasylviaanisisessä uurteessa (Tunturi 1950). Kuuloärsykkeisiin vastaa myös muista alueista erillinen anteriorinen alue, jota kutsutaan kolmanneksi kuuloalueeksi (Tunturi 1950) tai yhdistelmäalueeksi (composite area; Kosmal & Malinowska 2003).

Kuuloalueilla on aistimusten tulkinnessa erilaisia rooleja, jotka riippuvat niiden yhteyksistä talamustumakkeisiin (Kosmal & Malinowska 2003). Ektosylviaaninen alue voidaan jakaa talamusyhteyksien mukaan neljään osaan: keskimmäiseen, anterioriseen, posterioriseen ja yhdistelmäalueeseen, jotka kaikki osallistuvat kuuloinformaation käsittelyyn koiralla (Kosmal & Malinowska 2003). Vahvimmat yhteydet koko ektosylviaaniseen alueeseen tulevat talamuksen sisemmästä polvitumakkeesta (Kosmal & Malinowska 2003). Ektosylviaanisiselle alueelle on yhteyksiä myös posteriorisista talamustumakkeista ja dorsaalisista LM-Sg-tumakkeista (lateromedial suprageniculate nucleus; Kosmal & Malinowska 2003), jotka tunnetaan enemmänkin assosiatiivisina eli kuuloaistimusten jatkokäsittelyyn liittyvinä talamustumakkeina (Kosmal 2000).

Keskimmäinen ektosylviaaninen alue on primäärinen kuuloalue, johon siis kuulotieto tulee ensimmäisenä (Tunturi 1950, Kosmal 2000, Kosmal & Malinowska 2003). Tällä

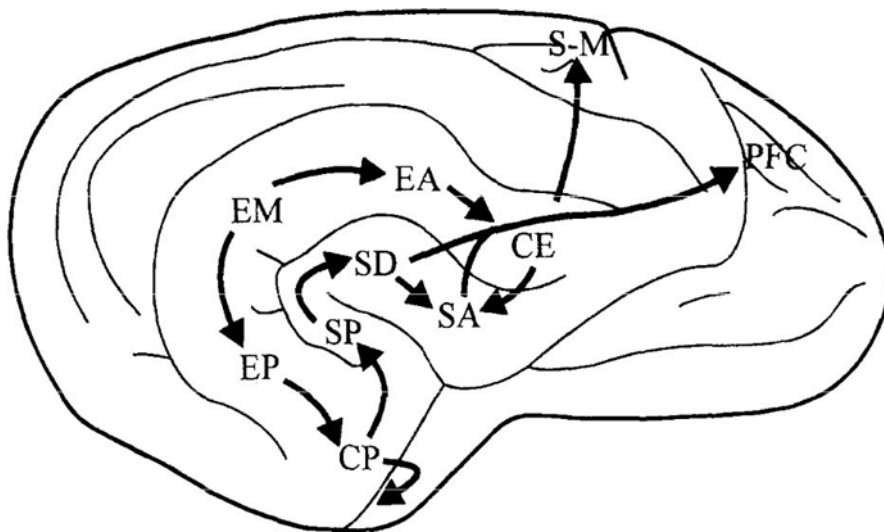
alueella on suurin sähköinen aktiivisuus kuuloärsykkeen jälkeen, ja se aktivoituu kaikista kuuloalueista pienimmällä ärsykeellä (Tunturi 1950). Keskimmäiselle alueelle suurin osa yhteyksistä tulee tonotooppisesta eli äänien frekvenssien mukaan järjestäytyneestä ventraalista sisemmästä polvitumakkeesta (Kosmal & Malinowska 2003). Keskimmäisellä alueella tonotooppinen järjestys säilyy: korkeat äänet ovat edustettuna rostraalisesti ja matalat kaudaalisesti (Tunturi 1962).

Anterioriselle ektosylviaanisellemme alueelle on eniten yhteyksiä ei-tonotooppisesta mediaalisesta sisemmästä polvitumakkeesta ja runsaasti myös posteriorisista tumakkeista (Kosmal & Malinowska 2003). Yhteyksiä tulee kuitenkin myös tonotooppisesta ventraalisesta sisemmästä polvitumakkeesta, joten myös anteriorinen alue on osittain tonotooppisesti järjestäytynyt (Kosmal & Malinowska 2003). Korkeat äänet ovat enimmäkseen edustettuina dorsolateraalisesti ja matalat ventrokaudaalisesti, mutta järjestys ei ole kuitenkaan yhtä selkeä kuin keskimmäisellä ektosylviaanisella alueella, vaan jotkut aivokuoren kohdat vastaavat useampiin eri frekvensseihin (Tunturi 1962). Posterioriselle alueelle kulkee eniten aksoneita ei-tonotooppisesta dorsokaudaalisesta sisemmästä polvitumakkeesta, eikä juuri lainkaan tumakkeen ventraalisesta osasta (Kosmal & Malinowska 2003). Keskimmäisen alueen yhteydet tonotooppiseen tumakkeeseen korvautuvat siis muilla alueilla ei-tonotooppisten ja assosiatiivisten tumakkeiden yhteyksillä (Kosmal ja Malinowska 2003). Tämän perusteella muut alueet kuin keskimmäinen ektosylviaaninen alue keskittyvät kuulotietojen jatkokäsittelyyn (Kosmal & Malinowska 2003).

Ektosylviaanisellemme yhdistelmäalueelle on vahvat yhteydet assosiatiivisista posteriorisista talamustumakkeista ja LM-Sg-tumakkeista, kun taas yhteydet sisemmästä polvitumakkeesta ovat heikommat (Kosmal & Malinowska 2003). Posteriorisista tumakkeista korostuu erityisesti ventroposteriorinen tumake, josta on yhteyksiä myös somatosensoriselle alueelle (Kosmal & Malinowska 2003). Yhdistelmäalueelta kulkee lisäksi hermoratoja suoraan päälakilohkon posterioriseen sigmoid-poimuun (Kosmal 2000), jossa on sekä tuntoaivokuorta (Pinto Hamuy 1956) että liikeaivokuorta (Górska 1974). Yhdistelmäalue vastaakin sekä somatosensorisiin että kuuloärsykkeisiin (Pinto Hamuy ym. 1956, Kosmal & Malinowska 2003), joten se on todennäköisesti polymodaalinen assosiaatioalue eli useaan eri aistiin liittyvää tietoa yhdistelevä alue (Kosmal & Malinowska 2003).

2.2.4 Kuuloaistimusten käsittely aivokuoren eri osissa

Kuuloinformaatio liikkuu primääriseltä kuuloalueelta eli keskimmaiselta ektosylviaaniselta alueelta (EM = middle ectosylvian area) kahteen suuntaan (kuva 2), anteriorista ja ventraalista reittiä pitkin (Kosmal 2000). Ensimmäinen, anteriorinen reitti kulkee lyhyinä aksoneina anterioriselle ektosylviaaniselalle alueelle (EA = anterior ectosylvian area), sieltä ektosylviaaniselalle yhdistelmäalueelle (CE = composite ectosylvian area) ja lopuksi tunto- ja liikeaivokuorelle (S-M = somato-motor area) eli päälakilohkon posterioriseen sigmoid-poimuun (Kosmal 2000). Yhdistelmäalueelta kuuloinformaatio jatkaa myös anteriorisen sylviaanisen alueen (SA = anterior sylvian area) kautta otsalohkon prefrontaaliselle alueelle (PFC = prefrontal cortex; Kosmal 2000). Siellä sijaitsee koiran frontaalinen assosiaatioaivokuori, jossa yhdistellään useampaan aistiin liittyviä tietoja (Rajkowska & Stepniewska 1989). Monipuolisten eri aivokuorialueiden välisten yhteyksien takia posteriorinen reitti liittyy äänilähteen sijainnin paikantamiseen ja liikevasteisiin äänelle (Kosmal 2000).



Kuva 2. Kuuloinformaation reitti aivokuorella (Kosmal 2000, kuva jälleenkäytetty kustantajan luvalla). EM = keskimäinen ektosylviaaninen alue, EA = anteriorinen ektosylviaaninen alue, EP = posteriorinen ektosylviaaninen alue, CE = ektosylviaaninen yhdistelmäalue, CP = posteriorinen composite-alue, SP = posteriorinen sylviaaninen alue, SD = dorsaalinen sylviaaninen alue, SA = anteriorinen sylviaaninen alue, S-M = somato-motorinen alue, PFC = prefrontaalinen alue. Lateraalinen näkymä oikeasta aivopuoliskosta, jolloin koiran kuono sijaitsisi kuvan oikeassa laidassa.

Kuuloinformaation ventraalinen reitti kulkee keskimmäiseltä ektosylviaaniselta alueelta posterioriseen ektosylviaaniseen alueeseen (EP = posterior ectosylvian area), posterioriseen composite-alueeseen (CP = posterior composite area) ja lopulta limbiseen järjestelmään kuuluvaan rinaaliseen uurteeseen (Kosmal 2000). Koko ventraalisen reitin kulkualue on unimodaalista kuulon jatkokäsittelyaluetta, sillä siihen ei päädy muita kuin kuuloinformaatioon liittyviä hermoratoja (Kosmal 2000). Ventraalinen reitti käsittelee luultavasti kuuloinformaation laatua eli sen merkitystä koiralle (Kosmal 2000), sillä siihen kulkee hermoratoja assosiatiivisista ja eitonotoppisista talamustumakkeista, lähinnä dorsokaudaalista sisemmästä polvitumakkeesta (Kosmal & Malinowska 2003). Posterioriselta yhdistelmäalueelta kuuloinformaatio jatkaa myös posterioriseen, dorsaaliseen (SD = dorsal sylvian area) ja anterioriseen sylviaaniseen alueeseen (Kosmal 2000). Sylviaaniset alueet vastaavat kuuloärsykkeisiin hiukan heikommin kuin muut kuuloalueet, mikä tukee sitä, että ne osallistuvat vasta kuuloaistimusten jatkokäsittelyyn (Tunturi 1950).

Sekä anteriorinen että ventraalinen reitti kulkevat anteriorisen sylviaanisen alueen kautta (Kosmal 2000). Dorsaalista ja anteriorista sylviaanista alueesta kulkee yhteyksiä Rajkowskan ja Stepniewskan (1989) kuvailemalle otsalohkon assosiaatioalueelle, päälakilohkon Górskan (1974) tutkimalle liikeaivokuorelle ja Pinto Hamuyn ym. (1956) määrittelemälle somatosensoriselle alueelle sekä suprasylviaanisen poimun näköassosiaatioalueelle (Kosmal 2000). Dorsoanteriorinen sylviaaninen aivokuori on polymodaalista assosiaatioaivokuorta (Kosmal 2000).

2.3 NÄKÖAISTI

2.3.1 Yleistä näköaistista

Näköaistin tärkeys koiralle riippuu jonkin verran sen rodusta (Bubna-Littitz 2007). Esimerkiksi paimenkoirille ja laajoilla, paljailla alueilla metsästäville koirille (kuten greyhoundeille tai skotlanninpaimenkoirille) näköaisti on tärkeä, mutta metsässä hajun avulla metsästäville koirille (kuten beagleille tai bassetille) ja seurakoirille vähemmän tärkeä (Bubna-Littitz 2007). Koiran silmät ovat litteämmät ja linssit muuttavat muotoaan heikommin kuin ihmisellä, joten koiran silmät tarkentavat kohteisiin heikommin (Fogle 1990). Koiralla on herkkä näkö, eli se näkee hyvin heikossakin

valossa, sillä sen silmissä on suuri määrä erilaisia reseptorisoluja, jotka aktivoivat yhtäaikaaisesti näköhermon ja sen kautta aivokuoren (Fogle 1990). Tämän ansiosta koira havaitsee myös liikkeitä hyvin (Fogle 1990). Koiran kaukonäkö on melko tarkka, mutta lähinäkö on heikompi, sillä yksittäiset reseptorisolut aktivoivat näköhermoa koiralla melko heikosti (Fogle 1990).

Koira pystyy aistimaan värejä (Neitz 1989, Fogle 1990, Miller & Murphy 1995, Bubna-Littitz 2007, Sjaastad ym. 2010). Koiralla on dikromaattinen näkö eli vain kahdenlaisia väreihin reagoivia tappisoluja silmän värikalvolla (Neitz 1989, Miller & Murphy 1995, Sjaastad ym. 2010). Useiden värien näköaistimukset ovat kuitenkin koirallekin mahdollisia, kun näiden kahden tappityypin ärsykeitä yhdistellään näköaivokuorella (Sjaastad ym. 2010). Tappityyppejä on yksi vähemmän kuin ihmisellä, ja siksi koira ei voi erottaa toisistaan kaikkia ihmisen näkemiä värejä, esimerkiksi punaista ja vihreää (Sjaastad ym. 2010).

Koiran näkökyky on parhaimmillaan hämärässä (Fogle 1990, Miller & Murphy 1995). Hämränäköön erikoistuneita sauvasoluja sisältäviä kerroksia on useita, ja verkkokalvon (retina) sauvojen ja tappien alla on heijastava solukerros, *tapetum lucidum*, joka heijastaa valon takaisin reseptorisoluihin (Fogle 1990, Miller & Murphy 1995). Koiran pupillit laajenevat myös hyvin suuriksi, mikä lisää silmään tulevan valon määrää hämärässä (Fogle 1990).

2.3.2 Näköaistimus silmästä aivoihin

Näköaistimus kulkee näköhermossa (optical nerve) verkkokalvolta aivojen ventraalipinnan näköhermoristiin (optical chiasm), jossa molemmista silmistä tulevat näköhermot kohtaavat ja suurin osa niistä risteää aivojen kontralateraaliseen puolelle (King 1987, König & Liebich 2008). Aistitieto jatkaa väliaivojen ulomman polvitumakkeen (lateral geniculate nucleus, LGN) kautta talamukseen ja sieltä pääasiassa primääriselle näköaivokuorelle, mutta pieni osa yhdistyy suoraan myös muille näköaivokuorialueille (Van Essen 1979, King 1987, König & Liebich 2008). Osa hermosyistä vie näköhermoristilta tietoa keskiaivojen rostraalisiin näkökukkuloihin, jotka säätelevät näköön liittyviä refleksejä, kuten pupillin supistumista ja laajenemista valon mukaan (Van Essen 1979, King 1987, König & Liebich 2008). Näkökukkuloista

hermosyyt kulkevat pulvinaarisen tai lateraalisen posteriorisen talamustumakkeen kautta aivokuorialueille, jotka vastaavat näköaistimuksen jatkokäsittelystä (Van Essen 1979).

2.3.3 Syvyysnäkö

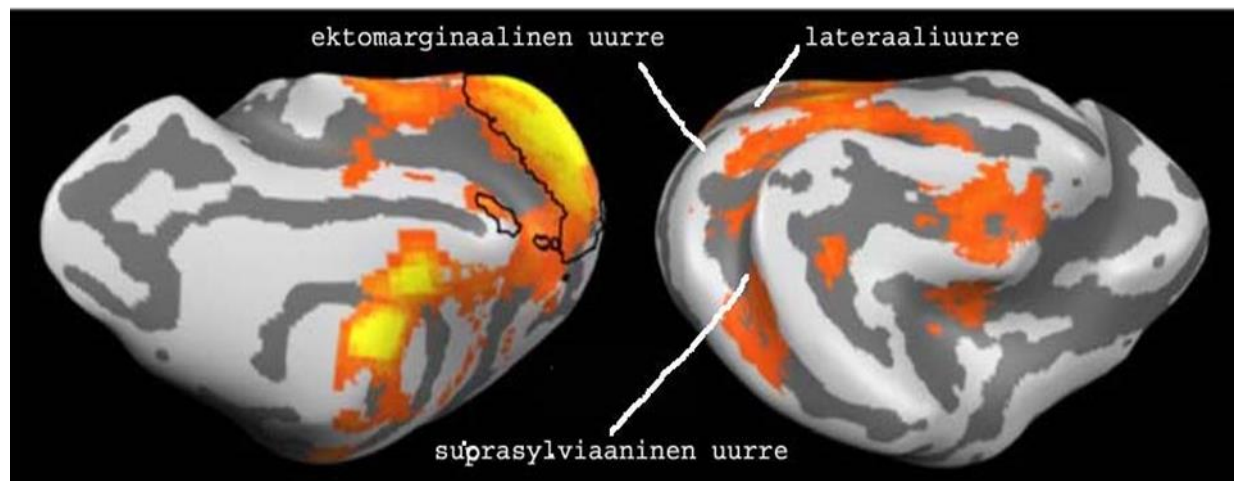
Syvyysnäkö eli binokulaarinäkö perustuu siihen, että molemmat silmät näkevät saman kohteen ja tietoja yhdistellään aivopuoliskojen välillä näköhermoristin ja aivokurkiaisien kautta (King 1987, König & Liebich 2008, de Lahunta & Glass 2009, Sjaastad ym. 2010). Yleisen käsityksen mukaan koiran näköhermosyistä 75 prosenttia risteää kontralateraaliseen aivopuoliskolle (King 1987, König & Liebich 2008, de Lahunta & Glass 2009, Sjaastad ym. 2010). Risteävät syty tulevat aina verkkokalvon mediaalipuolelta, ja niiden suuren määrän ansiosta koiralla on melko hyvä syvyysnäkö (de Lahunta & Glass 2009, King 1987, Sjaastad ym. 2010). Joidenkin tutkimustulosten mukaan risteävien syiden määrää on kuitenkin saatettu yliarvioida (Willis ym. 2001). Jos vain toinen näköhermo vastaanottaa ärsykyksen, eli kun vain toinen silmäluomi on auki, pitäisi kontralateraalisen puolen ulomman polvitumakkeen aktivoitua paljon voimakkaammin kuin samanpuoleisen eli ipsilateraalisen tumakkeen (Willis ym. 2001). Tutkimustulosten mukaan kummankin puolen tumakkeet aktivoituvat kuitenkin yhtä paljon, mikä viittaa näköinformaation tasaisempaan leviämiseen sekä ipsi- että kontralateraalisesti (Willis ym. 2001).

Koirien silmät ovat muiden saalistajaeläinten tavoin sijoittuneet melko eteen, joten niillä on melko laaja syvyysnäön alue pään etupuolella (Miller & Murphy 1995, Sjaastad ym. 2010). Toisaalta tämä aiheuttaa sen, että kokonaisuudessaan koiran näkökenttä on pienempi kuin saaliseläimillä, joilla silmät ovat sijoittuneet hyvin lateraalisesti (Sjaastad ym. 2010). Myös koiran rotu vaikuttaa syvyysnäköalueen suuruuteen, sillä esimerkiksi bulldogeilla silmät ovat hyvin edessä ja syvyysnäköalue laaja (Fogle 1990, Miller & Murphy 1995, Sjaastad ym. 2010). Useimmilla roduilla silmät ovat kuitenkin sijoittuneet hieman lateraalisemmin kuin esimerkiksi ihmisellä (Fogle 1990, Sjaastad ym. 2010). Syvyysnäkö voi kehittyä koiralle vain, jos se saa pentuna kriittisen ajanjakson aikana molemmille silmille näköärsykyitä, jolloin sen hermosto pystyy

muokkautumaan ja näköaivokuoren hermosolujen ärsykykeisiin vastaamiskyky määräytyy (Aguirre ym. 2007).

2.3.4 Näköaistimusten käsittely aivokuorella

Näköhavaintojen käsittely koiran aivokuorella tapahtuu pääasiassa takaraivolohkolla (kuva 3; King 1989, Willis ym. 2001, Aguirre ym. 2007, König & Liebich 2008, de Lahunta & Glass 2009, Evans & de Lahunta 2010, Sjaastad ym. 2010, Datta ym. 2012, Törnqvist ym. 2013). Yleisesti nisäkkäillä näköhavaintojen käsittelyyn ovat keskittyneet marginaalinen, ektomarginaalinen, oksipitaalinen ja spleniaalinen poimu (de Lahunta & Glass 2009). Koiran näköaivokuorialueita ei ole kartoitettu yksityiskohtaisesti. Voidaan kuitenkin olettaa, että koiran ja kissan aivokuoret muistuttavat toisiaan suurelta osin, sillä useissa kirjoissa viitataan yhteisesti kissan ja koiran aivoihin tai lihansyöjien aivoihin (King 1989, de Lahunta & Glass 2009, Sjaastad ym. 2010). Myös koirien ja kissojen näköaistin käsittelyssä on todennäköisesti yhtäläisyyksiä. Kissan aivokuorelta on löydetty yhteensä 13 erillistä näköaluetta (Tusa ym. 1978), joten luultavasti myös koiralta löytyy useita näköaivokuorialueita.



Kuva 3. Koiran aivokuoren alueet, jotka aktivoituvat näköärsyksen jälkeen (Aguirre ym. 2007, kuva muokattu ja jälleenkäytetty kustantajan luvalla). Oikealla mediaalinen ja vasemmalla lateraalinen näkymä oikeasta aivopuoliskosta, josta on digitaalisesti avattu uurteet ja poimut yhtenäiseksi pinnaksi. Oikeanpuoleisessa kuvassa koiran kuono sijaitsee oikealla ja vasemmanpuoleisessa vasemmalla. Tummemmat alueet ovat uurteita ja vaaleammat poimuja.

Area centralis eli keskeisen näön alue on tarkimman näön alue koiran verkkokalvolla (Ofri 1993, Miller & Murphy 1995, Sjaastad ym.2010). Kun koira kiinnittää katseensa johonkin tiettyyn asiaan, silmä liikkuu niin, että tämä asia osuu keskeisen näön alueelle (Sjaastad ym. 2010). Alue on ovaalin muotoinen, ja sitä kutsutaan näköviuruksi (visual streak; Miller & Murphy 1995). Tällä alueella aistinsolujen tiheys on suurin (Sjaastad ym.2010), se kattaa 15 astetta koiran näkökentästä (Ofri 1993), ja sen osuus näköaivokuoresta on myös suuri verrattuna muiden verkkokalvon kohtien alueisiin (Tusa ym. 1978, Ofri 1993). Tällä alueella on erityisen paljon valon ja värien näkemiseen tarvittavia tappisoluja (Sjaastad ym. 2010). Koiran keskeisen näön alue sijaitsee aivokuorella lähellä takaraivolohkon keskiviivaa, endomarginaalisen ja marginaalisen uurteen rajalla (Ofri 1993). Alue muodostaa koiran aivokuorelle ympyrän, jonka säde on 12,2 mm (Ofri 1993).

Näköaivokuoren tarkka sijainti takaraivolohkolla voi vaihdella myös koirarotujen välillä (Ofri 1993). Esimerkiksi beagleilla ja greyhoundeilla keskeisen näön alue sijaitsee hiukan eri kohdissa (Ofri 1993). Mediolateraalaisella akselilla eroa ei juuri ole, vaan alue sijaitsee molemmilla roduilla noin 8,5 millimetriä lateraalisesti aivojen keskiviivasta (Ofri 1993). Anterioposteriorisella akselilla erot ovat kuitenkin huomattavat (Ofri 1993). Beagleilla alue sijaitsee noin 11 millimetriä anteriorisesti korvienvälisestä tasosta ja greyhoundeilla taas noin 15,5 millimetriä anteriorisesti tästä tasosta (Ofri 1993). Tämä johtuu luultavasti aivojen ja pään erilaisesta koosta näillä roduilla, ihmisen tekemästä jalostustyöstä ja koirarotujen kehittämisestä erilaisia työtehtäviä varten (Ofri 1993, Willis ym. 2001).

2.3.4a Primäärinen näköaivokuori

Primääristä näköaivokuorta nisäkkäillä nimitetään myös alueeksi 17 tai juovaiseksi aivokuoreksi (striate cortex; Van Essen 1979). Alueelta on vahvat yhteydet muille näköaivokuoren alueille ja ulompaan polvitumakkeeseen (Van Essen 1979). Primäärisen aivokuoren päätehtäviä ovat eri silmistä tulevien tietojen yhdisteleminen ja sen kautta syvyysnäön mahdollistaminen sekä näköhavaintojen muotojen ja järjestyksen ymmärtäminen (Van Essen 1979). Koiran primäärinen näköaivokuori on lateraali- eli marginaalipoimussa (kuva 3; Aquirre ym. 2007, Datta ym. 2012). Alue on topografisesti järjestäytynyt, eli verkkokalvolla vierekkäin olevat alueet ovat vierekkäin myös aivokuorella (Tusa ym. 1978, Sjaastad ym. 2010).

Koirien primääristä näköaivokuorta ei ole tutkittu yhtä tarkasti kuin kissoilla, mutta niiden näköaivokuorissa on oletettavasti yhteneväisyyksiä. Kissan primäärisellä näköaivokuorella on edustettuna laajempi osa näkökentästä kuin missään muualla (Tusa ym. 1978). Alue on kaikista näön aivokuorialueista suurin, ja se ulottuu lateraalipoimusta spleniaaliuurteeseen (Tusa ym. 1978). Kissalla keskeisen näön alue on aivokuorella lateraalipoimussa, näkökentän alemmat osat rostraalisesti ja ylemmät osat kaudaalisesti (Tusa ym. 1978). Silmien keskiosiin kohtisuorasti tuleva näköinformaatio on edustettuna primäärisellä näköaivokuorella lateraalisesti ja näkökentän reunoilta peräisin oleva näkö tieto puolestaan mediaalisesti (Van Essen 1979). Primäärinen näköaivokuori käsittelee lihansyöjillä aistitietoa koko kontralateraalista näkökentästä sekä osasta ipsilateraalista näkökenttää (Van Essen 1979).

Primäärisellä näköaivokuorella yksittäiset hermosolut käsittelevät pienempiä alueita näkökentästä kuin muilla näköaivokuorialueilla (Tusa ym. 1978, Ofri 1993). Keskeisen näön alueesta vastaavien aivokuorialueiden verkkokalvoalueet ovat kaikista pienimmät, eli näköaistimukset koodautuvat näillä alueilla hyvin tarkasti (Tusa ym. 1978, Ofri 1993). Primäärinen näköaivokuoren solut reagoivat erilaisiin kontrasteihin ja valon ja varjon eroihin (Sjaastad ym. 2010). Osa hermosoluista on herkkiä näkökentässä esiintyville viivoille, osa kulmille ja osa liikkeelle sen mukaan, millaisia synapseja ne muodostavat talamuksen kanssa (Sjaastad ym. 2010).

2.3.4b Juovaisen aivokuoren ulkopuolinen näköaivokuori

Primääriaivokuoren jälkeen näköaistimusten käsittely jatkuu juovaisen aivokuoren ulkopuolisella aivokuorella (extrastriate cortex), joka koostuu useista alueista juovaisen aivokuoren ympärillä takaraivo- ja ohimolohkolla (Van Essen 1979). Kissalta on löydetty histologisten ja elektrofysiologisten määritysten perusteella 12 muuta näköaluetta primäärinen näköaivokuoren lisäksi (Tusa 1978), ja näille homologisten alueiden voidaan olettaa löytyvän koiraltakin.

Kissan juovaisen aivokuoren ulkopuolisen aivokuoreen kuuluvat histologisesti ja elektrofysiologisesti määritellyt alueet 18, 19, kuusi lateraalista suprasylviaanista aluetta ja alueet 20a, 20b, 21a ja 21b (Tusa ym. 1978). Alueet 18 ja 19 sijaitsevat suurimmaksi osaksi syvällä takaraivolohkossa lateraaliuurteessa, muodostavat lähes

toistensa peilikuvat ja käsittelevät syvyyssnäköä (Tusa ym. 1979). Alueella 18 onkin edustettuna vain keskimmäiset 50° näkökentästä eli kissan syvyyssnäön alue (Tusa ym. 1979). Näkökenttä on molemmilla alueilla 18 ja 19 edustettuna vain osittain ja epäsymmetrisemmin kuin alueella 17, eli kaikki näkökentässä vierekkäin olevat pisteet eivät ole vierekkäin aivokuorella (Tusa ym. 1979).

Kissan lateraalinen suprasylviaaninen alue sijaitsee suprasylviaanisessa poimussa ohimolohkolla (Palmer ym. 1978). Alue on jaettu kuuteen osaan: posteriomediaaliseen ja posteriolateraaliseen, anteromediaaliseen ja anterolateraaliseen sekä dorsaaliseen ja ventraaliseen (Palmer ym. 1978). Nämä osat ovat pareittain lähes peilikuvia toisilleen ja keskittyvät liikkuviin näköaistimuksiin (Palmer 1978) sekä näköaistimusten suunnan paikantamiseen (Van Essen 1979). Suurimman osan suprasylviaanisesta näköaivokuorialueesta vievät keskeisen näön alue, horisontaalista keskiviivaa ympäröivä alue sekä sen alapuolinen näkökenttä, ja jotkut näkökentän alueet ovat edustettuna useampaan kertaan (Palmer ym. 1978).

Kissan näköaivokuoren alueet 20a, 20b, 21a ja 21b sijaitsevat ohimolohkolla enimmäkseen suprasylviaanisessa poimussa ja uurteessa. Näillä alueilla on laajemmat vastaanottokentät verkkokalvolta kuin muilla näköalueilla. Ylemmillä näkökentän alueilla on laajempi edustus aivokuorella kuin alemmilla näkökentän alueilla. Alue 20a on topografisesti järjestäytynyt, mutta muilla alueilla näkökentässä vierekkäin olevat pisteet eivät välttämättä ole vierekkäin aivokuorella. Alueet käsittelevät vasemmasta ja oikeasta silmästä tulevien kuvien eroja sekä tulkitsevat kuvioita ja muotoja. (Tusa ym. 1980.)

Koiran juovaisen aivokuoren ulkopuolisista alueista tiedetään paljon vähemmän kuin kissan vastaavista alueista. Koiran aivokuorella näköhavaintoja käsitellään ainakin ektomarginaalisilla (Aguirre ym. 2007) ja suprasylviaanisilla alueilla (Kosmal 2000, Aguirre ym. 2007), posteriorisessa composite-poimussa (Kosmal 2000) posteriorisessa spleniaaliuurteessa ja dorsaalisessa retrospleniaaliuurteessa (kuva 3; Stepniewska ja Rajkowska 1989). Koirien kyvystä erottaa kasvokuvia tiedetään toistaiseksi melko vähän, mutta ei-invasiivisissa koiran aivokuoritutkimuksissa on havaittu nopeiden takaraivolohkon vasteiden lisäksi hitaampia vasteita kasvokuviin ohimo- ja otsalohkolla (Törnqvist ym. 2013).

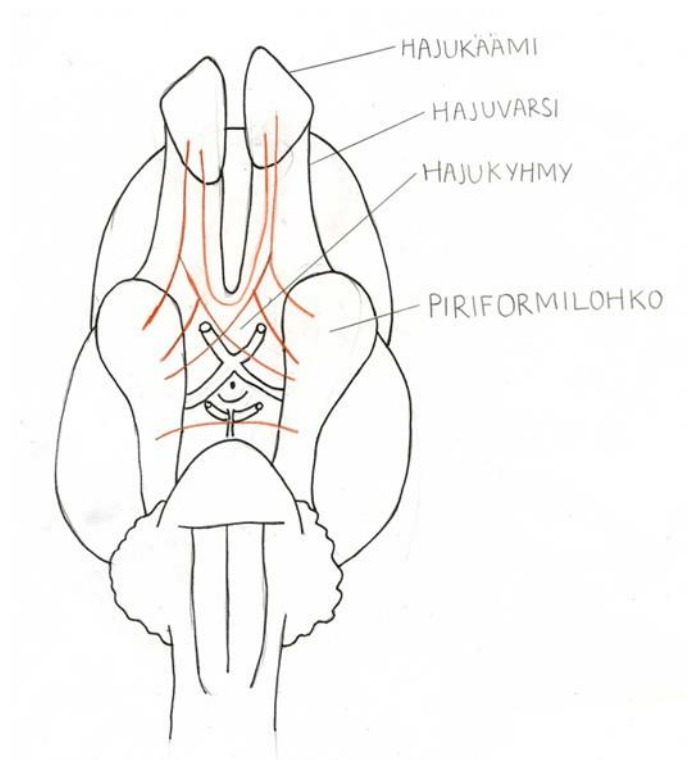
2.4 HAJUAISTI

2.4.1 Yleistä hajuaistista

Hajuaistiin liittyvät ruumiinosat koiran elimistössä ovat suuria verrattuna esimerkiksi ihmisen elimistöön (Fogle 1990, Bubna-Littitz 2007, de Lahunta & Glass 2009, Sjaastad ym. 2010). Koiran sieraimet ja nenän luusto ovat useimmilla koiraroduilla hyvin kehittyneet, ja kuonossa on yli kaksisataa miljoonaa hajureseptoria sekä seitsemän neliometriä nenälimakalvoa (Fogle 1990). Haistamiseen liittyvät aivoalueet, kuten hajukäämi ja hajuaivokuori, ovat suuria (Fogle 1990, Bubna-Littitz 2007, de Lahunta & Glass 2009, Sjaastad ym. 2010). Koiralla on myös lisähajuelin, vomeronasaalielin, joka ihmiseltä puuttuu kokonaan (Fogle 1990, Bubna-Littitz 2007, Sjaastad ym. 2010). Koira kuuluukin makrosmaattisiin lajeihin, mikä tarkoittaa, että hajuaisti on hyvin kehittynyt ja sen merkitys koiralle on suuri (de Lahunta & Glass 2009).

2.4.2 Hajutiedon kulku kirsusta aivoihin

Viesti hajuärsykkeestä lähtee koiran nenäontelon hajuepiteeliltä (King 1987, König & Liebich 2008, de Lahunta & Glass 2009, Sjaastad ym. 2010). Hajutiedon kulku on esitetty kuvassa 4. Hajuaistinrata seuraa hajuhermon (olfactory nerve) reittiä seulaluun läpi hajukäämiin, joka on hajuaivojen (rhinencephalon) rostraalisin osa (King 1987, König & Liebich 2008, de Lahunta & Glass 2009, Sjaastad ym. 2010). Hermosyyt kulkevat aivojen ventraalipinnalla hajuvarressa, joka jakautuu mediaalisiin ja lateraalisiin hajuratoihin (King 1987, König & Liebich 2008, de Lahunta & Glass 2009). Kaikki lateraaliset hermoradat jatkavat aivojen ipsilateraaliselle puolelle, mutta osa mediaalisista hermoradoista risteää aivojen kontralateraaliseksi puolelle (King 1987). Hajuärsykkeen käsittely jatkuu hajukyhmyssä tai hajuvarren tumakkeissa ja lopulta hajuaivokuorella piriformilohkossa (King 1987, König & Liebich 2008, de Lahunta & Glass 2009). Hajukäämien ja piriformilohkojen välillä kulkee myös aivopuoliskoja yhdistäviä hermoratoja (de Lahunta & Glass 2009). Hajuhermojen kulku poikkeaa muista aisteista niin, että ne eivät kulje lainkaan talamuksen kautta, sillä talamus on kehittynyt evolutiivisesti vasta hajuaivojen jälkeen (King 1987, König & Liebich 2008, Sjaastad ym. 2010).



Kuva 4. Hajutiedon kulku hajukäämistä kohti aivokuorta. Ventraalinen näkymä, jossa koiran kuono sijaitsisi ylhäällä.

Hajuhermosyyt voivat kulkea myös muita reittejä niin, että hajuaistitieto ei päädy lainkaan tietoiseksi hajuaistimukseksi (King 1987, König & Liebich 2008, de Lahunta & Glass 2009, Sjaastad ym. 2010). Osa mediaalisten hajuratojen syistä lähtee hajukäämistä väliseinätumakkeisiin (septal nuclei) ja sieltä hypotalamukseen tai aivoverkoston kautta aivorungon parasympaattisiin liiketumakkeisiin, joissa säädellään hajuun liittyviä refleksejä ja autonomisia toimintoja, kuten syljen erittämistä tai nälkää (King 1987, König & Liebich 2008, de Lahunta & Glass 2009). Sekä mediaalisten että lateraalisten ratojen hermosyitä kulkee hajukäämin jälkeen myös limbisen järjestelmän subkallosaaliselle alueelle, mantelitumakkeeseen ja hippokampukseen, joiden kautta hajuaistimukset vaikuttavat tunnetiloihin (König & Liebich 2008, de Lahunta & Glass 2009, Sjaastad ym. 2010).

2.4.3 Hajuaistimusten käsittely aivokuorella

Hajuaivot koostuvat kahdesta aivokuoren evolutiivisesti vanhimmasta osasta, *paleopalliumista* ja *archipalliumista*. Varsinainen hajuinformaation käsittely tapahtuu *paleopalliumissa*, mutta hajuaistimukset vaikuttavat voimakkaasti myös *archipalliumissa* sijaitsevaan limbiseen järjestelmään. (de Lahunta & Glass 2009.)

Koiran hajuaivokuori yhdistetään usein vain suurpiirteisesti piriformilohkoon (King 1987, König & Liebich 2008, de Lahunta & Glass 2009, Sjaastad ym. 2010). Primäärinen hajuaivokuori sijaitsee kuitenkin piriformilohkon anteriorisissa prepiriformisissa osissa ja keskimmaisissa periamygdaloidissa osissa (Stepniewska & Rajkowska 1989, Jia ym. 2014). Sekundäärinen hajuaivokuori on entorinaalisilla alueilla (Stepniewska & Rajkowska 1989, Jia ym. 2014). Hajuaistimuksia käsitellään lisäksi aivokuorella aivopuoliskojen mediaalipintojen subkallosaalialueilla, hajuvarren anteriorisessa hajutumakkeessa, hajukyhmyssä sekä aivokuoren ulkopuolella mantelitumakkeessa ja muissa limbisen järjestelmän osissa (Stepniewska & Rajkowska 1989, Jia ym. 2014).

Vasteita hajuärsykkeisiin on havaittu myös koiran otsa- ja päälakilohkolla sekä pikkuaivoissa (Hirano ym. 2000, Jia ym. 2014). Otsalohkolla aktivoituu erityisesti orbitofrontaalinen aivokuori (Jia ym. 2014). Koska otsa- ja päälakilohkoilla on eri aisteihin liittyviä tietoja yhdisteleviä assosiatiivisia aivokuorialueita (King 1987, Stepniewska & Rajkowska 1989), ja koska otsalohko ja pikkuaivot aktivoituvat hajuärsykkeen jälkeen vain hereillä olevilla koirilla (Jia ym. 2014), alueilla todennäköisesti keskitytään hajuaistimusten assosiatiiviseen jatkokäsittelyyn. Hajuaistin tärkeydestä koiralle kertoo myös se, että primäärinen hajuaivokuori on ainoa primäärinen aistiaivokuori, josta on suoria yhteyksiä otsalohkon assosiaatioalueelle; muiden aistien kohdalla yhteyksiä otsalohkolle on löydetty vain aistien assosiaatioalueilta (Stepniewska & Rajkowska 1989).

2.4.4 Vomeronasaalielin

Koiran hajuaistin erityispiirteisiin kuuluu vomeronasaalielin, joka sijaitsee anteriorisessa nenäontelon väliseinässä (Bubna-Littitz 2007, Sjaastad ym. 2010). Elin reagoi liukosiin feromoneihin, joita on esimerkiksi emättimen eritteissä ja virtsassa, ja jotka vaikuttavat seksuaalikäyttäytymiseen (Bubna-Littitz 2007, Sjaastad ym. 2010).

Vomeronasaalielimestä hajuaistintiedot kulkevat hajukäämin dorsaalisen osan, lisähajukäämin, kautta hypothalamukseen, jossa ne vaikuttavat hormonien eritykseen (Bubna-Littitz 2007, Sjaastad ym. 2010). Hajuinformaatio ei kuitenkaan lainkaan kulje hajuaivokuorelle, joten tietoista hajuaistimusta ei synny (Bubna-Littitz 2007).

2.5 MAKUAISTI

2.3.1 Yleistä makuaistista

Makuaistilla on merkitystä koiralle itsesuojelussa: se auttaa toteamaan, onko suussa olevaa ruokaa tai juomaa turvallista syödä tai juoda ja onko sitä pureskeltava ennen syömistä. Makuaistista kuitenkin suuri osa on todellisuudessa hajun aistimista, eikä makuaistin merkitys yksinään olekaan yhtä tärkeä koiralle kuin hajuaistin. Ruoan pureskelu vapauttaa hajumolekyylejä nenäonteloon, ja ruoan liukoiset aineet stimuloivat vomeronasaalielintä. Myös ruoan muoto (pehmeys ja ruokapartikkelien koko) sekä lämpötila vaikuttavat makuaistimukseen. Niitä aistitaan huulten, suun ja nielun lämpö- ja painereseptoreilla. (Sjaastad ym. 2010.)

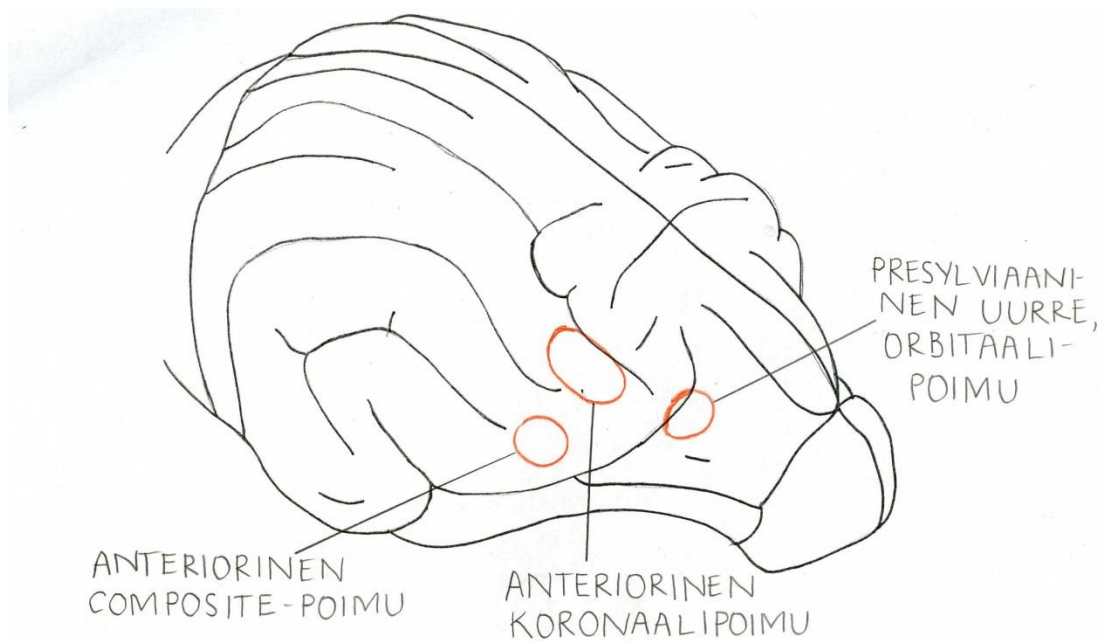
Koira pystyy aistimaan viisi perusmakua: suolaisen, makean, happaman, umamin ja karvaan (Fogle 1990, Bubna-Littitz 2007, Sjaastad 2010), ja lisäksi koiralla on ilmeisesti myös veden eri laatuja aistivia makureseptoreja (Fogle 1990). Umami on koiralle erityisen tärkeä maku, sillä koiran ruokavaliossa on yleensä suuri proteiinipitoisuus (Bubna-Littitz 2007). Koiralla on yhteensä noin 1700 makureseptoria, mikä on paljon vähemmän kuin ihmisellä (Fogle 1990) Tämän takia koiran makuaisti ei ole yhtä tarkka kuin ihmisen, eikä koira siis erota kaikkia makuja, jotka ihminen voi erottaa (Fogle 1990). Koiralle ruoan haju, muoto ja sulavuus, eli se, miten hyvin koira pystyy käyttämään ruoan hyväkseen, ovatkin makua tärkeämpiä (Fogle 1990, Bubna-Littitz 2007). Myös ravintoaineiden tarve menee maun edelle: esimerkiksi suolan puutteessa oleva koira pyrkii syömään jotain, mikä palauttaa suolatasapainon (Sjaastad 2010).

2.3.2 Makuaistitieto makunystyistä aivoihin

Poskissa, huulissa, pehmeässä kitalepällä, kurkunpäässä ja nielussa on aistinreseptoreja sisältäviä makunystyjä, joiden kautta koira aistii sylkeen liuenneita kemiallisia aineita (de Lahunta & Glass 2009). Makuradat kulkevat aivohermojen reittejä pitkin: kasvohermo (facial nerve) hermottaa kitalepää ja kielen rostraalista osaa, kiertäjähermo (vagus nerve) kaudaalista nielua ja kurkunpäästä ja kielikitahermo (glossopharyngeal nerve) kaudaalista kieltä ja rostraalista nielua (King 1987, König & Liebich 2008, de Lahunta & Glass 2009). Makuradat kulkevat kasvohermon polvihermosolmuun (geniculate ganglion) tai kahden muun hermon distaalsiin hermosolmuihin aivorunkoon ja jatkavat yksittäisradan (solitary tract) ja ventraalisen talamuksen kautta aivokuorelle (King 1987, de Lahunta & Glass 2009). Pieni osa hermosyistä yhdistyy liikehermosyihin joko suoraan tai aivoverkon kautta ja osallistuu makuun liittyvien refleksien, kuten nielemisen, säätelyyn (de Lahunta & Glass 2009).

2.3.3 Makuaistimusten käsittely aivokuorella

Koiran makuaistimusten kulkua aivokuorella on tutkittu vähän. King (1987) ja König & Liebich (2008) toteavat suurpiirteisesti, että makuaivokuori on lihansyöjillä somatosensorisen alueen yhteydessä parietaalilohkolla. Osa tietoisesta makuaistimuksesta tulee myös hajuaivokuoren kautta (Bubna-Littitz 2007). Kitchellin (1978) mukaan koiran makuaivokuori on ohimolohkon anteriorisessa koronaalipoimussa. Useimmiten koiran makuaisti liitetään kuitenkin ohimolohkon anterioriseen composite-poimuun (Zernicki ja Santibañez 1971). Kissalla, jonka makuaistia on tutkittu enemmän kuin koiran, makuaivokuoreen kuuluvat otsalohkon lateroposteriorinen presylviaaninen uurre ja posteriorinen orbitaalipoimu (Niimi ym. 1989). Eri tutkimusten perusteella koiran makuaivokuorelle on siis kolme mahdollista paikkaa melko lähellä toisiaan (kuva 5): anteriorinen koronaalipoimu (Kitchell 1978), anteriorinen composite-poimu (Zernicki ja Santibañez 1971) tai presylviaaninen uurre ja orbitaalipoimu (Niimi ym. 1989).



Kuva 5. Makuaivokuoren mahdolliset paikat koiralla. Dorsolateraalinen näkymä, jossa koiran kuono sijaitisi oikealla alhaalla.

Hajuhermoreittien tavoin myös makuhermoreiteiltä on paljon yhteyksiä limbiseen järjestelmään, joten makuaistimusten voidaan olettaa vaikuttavan voimakkaasti tunnetiloihin. Tätä kautta myös aikaisemmat kokemukset vaikuttavat makutuntemuksiin. Jos jokin ruoka on esimerkiksi aiheuttanut pahoinvointia, koira yhdistää tämän ruoan maun pahoinvointiin juuri limbisen järjestelmän yhteyksien takia. (Sjaastad ym. 2010.)

2.7 TUNTOAISTI

2.7.1 Yleistä tuntoaistista

Somatosensoriseen aistiin eli tuntoaistiin kuuluvat kosketus, paine, kipu, värinä, kylmä ja kuuma (Sjaastad ym. 2010). Tuntoaisti on koiranpennun ensimmäisiä aisteja, ja myös yksi koiran tärkeimmistä aisteista, sillä sen avulla koiranpentu löytää emänsä ja pääsee imemään maitoa (Fogle 1990). Tuntoaisti on tarkoitettu ympäristön tutkimiseen (Fogle 1990). Koiran tuntoaistia tehostavat tuntokarvat eli viikset, jotka sijaitsevat silmien yläpuolella, leuan alla ja kuonossa (Fogle 1990, Sjaastad ym. 2010). Karvojen kohdalla ihossa on voimakas verenkierto ja paljon hermopäätteitä (Fogle 1990, Sjaastad ym. 2010).

2.7.2 Tuntoaistintiedon kulku tuntosensorista aivoihin

Tuntoaistintieto kulkee reseptorista selkäytimen dorsaalijuuren tai aivorungon kolmoishermon (trigeminal nerve) hermosolmuun ja sieltä tuntovempeleeseen (medial lemniscus) tai extralemniskaalijärjestelmään (König & Liebich 2008). Tuntovempeleeseen kuuluvat selkäydinvommel dorsaalijuuressa, jossa on vartalon ja raajojen hermosyitä sekä kolmoishermovommel, joka sisältää pään hermosyitä (King 1987, König & Liebich 2008). Selkäydinvommel kulkee ydinjatkeen kiilatumakkeeseen (cuneate nucleus) tai gracile-tumakkeeseen (gracile nucleus) ja kolmoishermovommel pontine-tumakkeeseen (pontine nucleus; King 1987, König & Liebich 2008). Näistä molemmat vempeleet jatkavat yhdessä aivojen kontralateraaliseen puolelle ventraaliseen talamukseen ja aivokuorelle (King 1987, König & Liebich 2008).

Extralemniskaalijärjestelmä välittää tietoa neulanpistomaisesta kivusta sekä joistakin lämpö- ja kosketusärsykkeistä (King 1987). Extralemniskaalijärjestelmässä hermoimpulssit kulkevat hitaammin, ja ärsykkeen lähtöpaikka havaitaan aivokuorella epäselvemmin kuin tuntovempeleen välittämien ärsykeviestien kohdalla (König & Liebich 2008). Selkäytimen ja kolmoishermon hermosolmujen jälkeen hermoradat kulkevat bilateraalisesti ydinjatkeen tumakkeisiin, talamukseen ja aivokuorelle, jossa tiedot käsitellään rostraalisemmin kuin tuntovempeleen tiedot (King 1987, König & Liebich 2008).

2.7.3 Tuntoaistimusten käsittely aivokuorella

Koiran aivokuorella tuntoaistimusten pääasiallinen käsittely tapahtuu päälakilohkolla (Pinto Hamuy ym. 1956, King 1987, König & Liebich 2008, de Lahunta & Evans 2010, Sjaastad ym. 2010). Königin ja Liebichin (2008) sekä de Lahuntan ja Evansin (2010) mukaan koiran somatosensorinen aivokuorialue sijaitsee kaudaaliossa postcruciate-paimussa, rostraalisessa suprasylviaanisessa paimussa ja ektosylviaanisessa paimussa. Jokainen aivokuorialue vastaanottaa impulsseja rajoitetulta ihoalueelta, ja jokaiseen aivokuoripisteeseen yhdistyy eri alue ihosta (Pinto Hamuy ym. 1956). Ihoalueet käsitellään aivokuorella kuitenkin osittain päällekkäin, joten jokaisen ihopisteen ärsytys aiheuttaa melko laajan aivokuorialueen aktivaation (Pinto Hamuy ym. 1956).

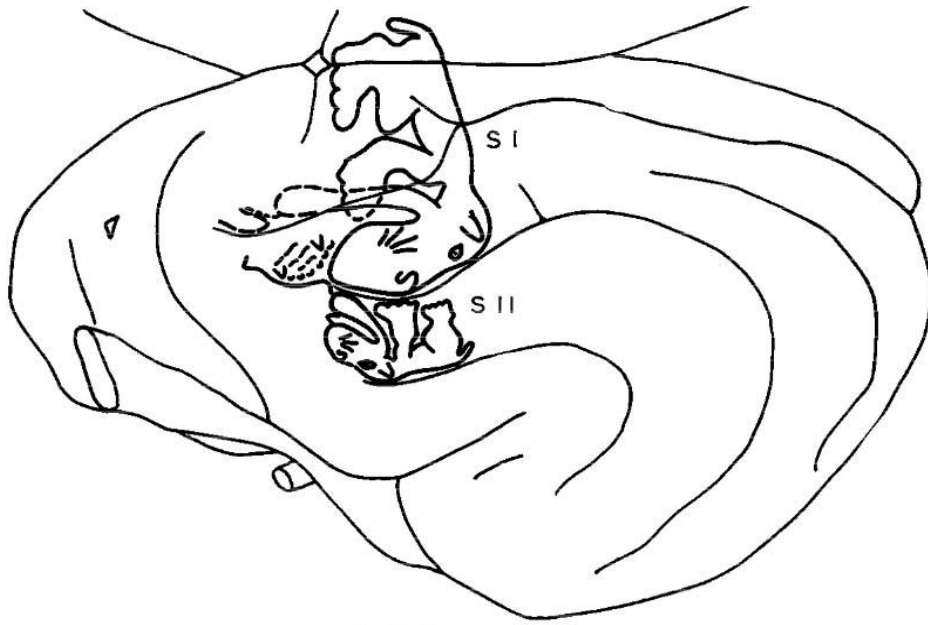
Somatosensorinen aivokuorialue on somatotooppisesti järjestäytynyt. Aivokuorella on koiran koko vartalo edustettuna, ja esimerkiksi useimmat vierekkäiset ihoalueet ovat vierekkäin myös aivokuorella. Erityisen tärkeillä tuntoalueilla, kuten kasvoilla, kuonolla, huulilla, kielellä ja tassunpohjilla on isot alueet aivokuorella. Tätä koiran vartalon karttaa, jossa tuntoalueet ovat edustettuina merkityksen mukaisessa koossa, kutsutaan cannunculukseksi. (Sjaastad ym. 2010.)

Koiran vartalo on tuntoaivokuorella edustettuna kahteen kertaan, somatosensorisina alueina 1 ja 2, joista alue 1 on primäärinen tuntoaivokuori ja alue 2 keskittyy tuntoaistin jatkokäsittelyyn (kuva 6). Alue 1 on kooltaan 500-600 mm² ja alue 2 on 150-200 mm², joten alue 1 vie noin kolminkertaisen tilan verrattuna alueeseen 2. Lisäksi kasvot vievät yli puolet aivokuorialueesta 1 ja yli kolmanneksen alueesta 2. Useimmilla koiran vartalon alueilla on suhteellisesti yhtä suuri edustus molemmilla tuntoaivokuorialueilla. Alueet ovat hermosyiden välityksellä yhteydessä toisiinsa, ja vahvimmat yhteydet ovat samaan vartalon osaan liittyvien aivokuorialueiden välillä. Alueella 2 on enemmän sisäisiä yhteyksiä eri aivokuoriosien välillä kuin alueella 1. Alue 2 myös reagoi bilateraalisesti molempien vartalopuolten ärsykeisiin, kun alue 1 reagoi vain kontralateraalisesti. (Pinto Hamuy ym. 1956.)

Somatosensorinen alue 1 sijaitsee päälakilohkolla posteriorisissa sigmoidaal- ja koronaalipoimussa. Alue ulottuu aivopuoliskon mediaaliseinämästä anterioriseen suprasylviaaniseen uurteeseen ja lateraali-, koronaali- ja ansate-uurteiden rajalta cruciate-uurteeseen. Koiran vartalon kartta näyttää piirrettynä tällä alueella siltä, kuin koira seisoi päällään. Häntä ja takajalat ovat edustettuna mediaalisimmin. Etujalan alue on posteriorisessa sigmoidaalipoimussa. Distaaliset raajojen osat ovat rostraalisemmin ja proksimaaliset osat kaudaalisemmin. Kasvoalue on koronaalipoimussa ja -uurteessa. Ventraalinen keskivartalo on edustettuna ansate-uurteessa ja dorsaalinen sigmoidaalipoimussa. Mediaaliset osat ovat kaudaalisemmin ja lateraaliset osat rostraalisemmin. (Pinto Hamuy ym. 1956.)

Somatosensorinen alue 2 sijaitsee anteriorisessa ektosylviaanisessa poimussa eli ventraalisemmin ja lateraalisemmin kuin alue 1. Molempien vartalon puolien aivokuorialueet ovat yhtä isot, mutta kontralateralisen puolen stimulaatio aiheuttaa noin kaksinkertaisen vasteen verrattuna ipsilateraaliseen puoleen. Koiran vartalon

kartta näyttää tällä alueella siltä kuin koira makaisi selällään. Koiran dorsaaliosat ovat aivokuorella ventraalisesti ja raajojen kärjet ja kuono dorsaalisesti. Kasvot ovat rostraalisesti ja takajalat kaudaalisesti. (Pinto Hamuy ym. 1956.)



Kuva 6. Koiran kannunculukset somatosensorisilla alueilla 1 ja 2 (Pinto Hamuy ym. 1956, kuva jälleenkäytetty kustantajan luvalla). Lateraalinen näkymä vasemmasta aivopuoliskosta, jolloin koiran kuono sijaitsisi kuvan vasemmassa reunassa.

Tuntoaistimusten käsittely jatkuu otsa- ja ohimolohkoilla (Kosmal & Markow-Rajkowska 1987, Kosmal 2000). Ektosylviaanisesta poimusta eli somatosensoriselta alueelta 2 kulkee hermoratoja dorsaaliselle otsalohkon assosiaatioalueelle, johon kuuluvat dorsaalinen prefrontaalialue ja premotorinen alue (Kosmal & Markow-Rajkowska 1987). Siellä yhdistellään somatosensorista aistitietoa kuulo-, näkö- ja hajuaistien tuomiin tietoihin (Kosmal & Markow-Rajkowska 1987). Sigmoidaalipoimusta ja postcruciate-alueelta on yhteyksiä temporaalilohkon ektosylviaaniselle yhdistelmäalueelle ja anterodorsaaliselle sylviaaniselle alueelle, jotka myös yhdistelevät useisiin aisteihin liittyviä tietoja (Kosmal 2000).

2.7.4 Kipu

Kipu on yksi somatosensoristen aistimusten alalajeista, mutta sen fysiologia on hiukan erilaista muihin alalajeihin verrattuna (de Lahunta & Glass 2009, Sjaastad ym. 2010). Kipuaistimus on aivoissa syntyvä reaktio haitalliseen ärsykkeeseen (de Lahunta & Glass 2009, Sjaastad ym. 2010), joka voi olla mekaaninen, sähköinen tai kemiallinen, esimerkiksi kuumuus, paine tai myrkyllinen aine iholla (de Lahunta & Glass 2009). Koira vastaa moniin haitallisiin vasteisiin vain selkärangan refleksien kautta, mutta niissä ei ole kyse kivusta ennen kuin tieto ärsykkeestä on päätenyt aivokuorelle (Sjaastad ym. 2010). Kipu aktivoi sympaattisen hermojärjestelmän ja yrittää saada koiran toimimaan niin, että haitallinen ärsyke poistuu (de Lahunta & Glass 2009, Sjaastad ym. 2010).

Aivokuorella kipua käsitellään pääasiassa samassa paikassa kuin muitakin tuntoaistimuksia eli somatosensorisella aivokuorella (Sjaastad ym. 2010). Kivun tunteminen on yksilöllistä, koska selkäytimen dorsaalijuuren hermosolut voivat estää hermovälittäjäaineiden vapautumista kipuhermoradoilla ja siten vähentää hermoimpulssien kulkua aivoihin, ja aivot myös muokkaavat voimakkaasti tietoja haitallisista ärsykkeistä (de Lahunta & Glass 2009, Sjaastad ym. 2010). Kipua käsitellään erityisesti limbisessä järjestelmässä, joten sekä tunnetilat että aikaisemmat kokemukset, odotukset ja käsillä oleva tilanne säätelevät kipuaistimuksia (Sjaastad ym. 2010).

Aivot voivat paikallistaa sisäelimistä tulevan haitallisen ärsykeen myös iholle, mitä kutsutaan heijastekivuksi. Tämä johtuu siitä, että iholta ja sisäelimistä tulevat aksonit muodostavat usein synapseja samoihin selkäytimen hermosoluihin, ja jatkuvasti kivulle alttiina olevalta iholta tulevia hermoratoja käytetään paljon enemmän. Kipuaistintieto kulkee myös aivoverkoston, jonka kautta kipu vaikuttaa esimerkiksi valvetiloihin, verenkiertoon ja hengitykseen. Tämän vuoksi kipeä koira läähättää ja sen on vaikea nukkua. (Sjaastad ym. 2010.)

Kipu voidaan jakaa nosiseptiseen ja neurogeeniseen kipuun. Nosiseptinen kipu syntyy samalla tavalla kuin muutkin tuntoaistimukset eli kipureseptorien aktivaation kautta. Siihen kuuluvat somaattinen kipu eli ihon, luiden, lihasten ja jänteiden pinnallinen tai syväkipu sekä viskeraalinen kipu eli sisäelinten kipu. Neurogeeninen kipu syntyy jossakin muualla hermoradalla kuin kipureseptorissa, mutta aivot yhdistävät sen

kuitenkin siihen kohtaan, jossa reseptori on. Poistetun raajan tai typistetyn hännän haamukipu ovat todennäköisiä esimerkkejä neurogeenisesta kivusta, mutta haamukivun mahdollista esiintymistä koirilla on vaikea tutkia. (Sjaastad ym. 2010.)

2.8 TASAPAINO-, ASENTO- JA LIIKEAISTI

2.8.1 Yleistä proprioseptiosta

Vaikka kehon asentoon liittyviä tuntoaistimuksia ei usein ajatella erillisenä aistina, ne vaikuttavat koiran havaintokokemukseen maailmasta. Proprioseptio eli tasapaino-, asento- ja liikeaisti perustuu useista elimistä tulevaan tietoon, jota käsitellään pikkuaivoissa (de Lahunta & Glass 2009, Sjaastad ym. 2010). Proprioseptisen aistin tehtävänä on yhdistää silmien, vartalon ja raajojen liikkeet pään liikkeisiin ja asentoihin yhteensopiviksi (Sjaastad ym. 2010). Isoaivokuori ei osallistu lainkaan tasapainon säätelyyn, mutta joissakin tapauksissa se vastaanottaa tiedon tasapainon muutoksista (de Lahunta & Glass 2009, Sjaastad ym. 2010).

Liike- ja asentoaistimusten lähtöpaikkana ovat lihasten, nivelpussien, jänteiden ja niveliä ympäröivän ihon reseptorit. Ne tuovat aivoihin tietoa lihasten pituudesta ja liikenopeudesta sekä vartalon kulmista, asennosta ja liikkeistä. Tasapainoaistimukset ja osa asentoaistimuksista ovat lähtöisin silmien ja sisäkorvan tasapainoelinten tuomista tiedoista. Sisäkorvassa tasapainoelimiä on sekä simpukan soikeassa ja pyöreässä rakkulassa että kaarikäytävissä. Nämä elimet reagoivat pään liikkeisiin ja painovoiman suuntaan. Kaarikäytävistä lähtee aivoihin tieto erityisesti pään pyörivistä liikkeistä. Soikea ja pyöreä rakkula puolestaan tiedottavat aivoille pään kulmasta suhteessa painovoiman suuntaan eli pystysuoraan asentoon. (Sjaastad ym. 2010.)

2.8.2 Proprioseptisen tiedon kulku reseptoreista aivoihin

Nivelten ja jänteiden asento- ja liikeaistitieto kulkee tuntovempeleessä (King 1987), jota on käsitelty tässä tutkielmassa tuntoaistin kohdalla. Ydinjatkeen tumakkeiden jälkeen suuri osa liikeaistiin liittyvistä hermosyistä jatkaa kuitenkin aivoverkoston, talamuksen ja isoaivokuoren sijasta pikkuaivoihin (King 1987, de Lahunta & Glass 2009). Lihaksista tuleva tieto kulkee spinocerebellaarisilla radoilla selkäytimen

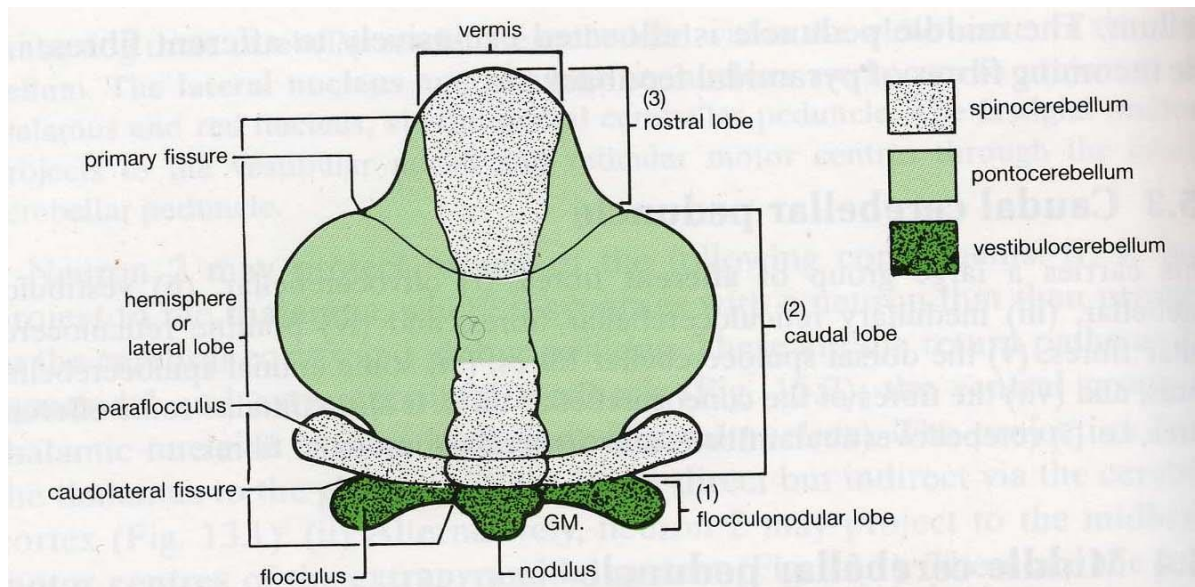
dorsaalijuudessa rostraaliseen tai kaudaaliseen pikkuaivovarteeseen (King 1987). Tieto liikkeestä ja raajojen asennosta kulkee myös talamukseen ja isoavokuorelle (King 1987, de Lahunta & Glass 2009). Koira ei kuitenkaan voi tietoisesti tuntea, mistä yksittäisestä lihaksesta tieto tulee, vaan se tuntee yleisesti raajojen liikkeet ja asennot (King 1987).

Tasapaino- ja asentoaistitieto kulkee sisäkorvasta hiukan erilaista reittiä kuin nivelistä, jänteistä ja lihaksista (King 1987, König & Liebich 2008). Tasapainotieto lähtee simpukasta ja kaarikäytävistä kuulotasapainohermossa (vestibulocochlear nerve) ydinjatkeen tasapainotumakkeeseen (King 1987, König & Liebich 2008). Osa hermosyistä lähtee sieltä pikkuaivoihin ja osa aivorungon sisempään polvitumakkeeseen, josta ne jatkavat silmän liikkeisiin vaikuttavien aivohermojen ja selkäytimen motorisiin tumakkeisiin, aivoverkostoon tai talamuksen kautta isoavokuorelle (King 1987, König & Liebich 2008). Motoristen tumakkeiden kautta tasapainoaistintiedot vaikuttavat reflekseihin, kuten nystagmukseen eli silmien nopeasti toistuvaan edestakaiseen liikkeeseen (King 1987). Aivoverkostossa tasapainotiedot vaikuttavat esimerkiksi oksentamiseen ja verenkiertoon liittyviin reaktioihin (King 1987). Pikkuaivoihin, tärkeimpään päämääräänsä, hermosyyt tulevat ipsilateraalisesti joko ydinjatkeen tasapainotumakkeiden kautta tai suoraan sisäkorvasta kaudaalisen pikkuaivovarren läpi (King 1987, König & Liebich 2008).

2.8.3 Tasapaino- ja liikeaistimusten käsittely pikkuaivoissa

Tasapaino- ja liikeaistimusten lopullinen käsittely tapahtuu enimmäkseen pikkuaivoissa (kuva 7; King 1987, de Lahunta & Glass 2009). Pelkästään tasapainoon liittyvän sisäkorvien aistitiedon lisäksi pikkuaivot saavat tasapainoon liittyvää tietoa myös silmien kautta, liikekäskyjen kulkuun liittyvistä ekstrapyramidaali- ja pyramidaalijärjestelmästä sekä korvan ääneen liittyviltä alueilta (King 1987, de Lahunta & Glass 2009). Pikkuaivojen kaudaalisin lohko, flokkulonodulaarinen lohko eli *vestibulocerebellum*, vastaanottaa tietoa tasapainotumakkeista ydinjatkeesta (King 1987). Vermis eli pikkuaivomato, joka kuuluu *spinocerebellumiin*, puolestaan vastaanottaa spinocerebellaaristen ratojen tiedot (King 1987). Tieto siitä, miten liikkeen tai tasapainon säätely on onnistunut, tulee lihaksista, pyramidaali- ja

ekstrapyramidaalijärjestelmästä *pontocerebellumiin* (King 1987). Tämä on pikkuaivojen suurin alue ja sijaitsee pikkuaivojen lateraalisissa siivissä sekä pikkuaivomadon keskellä (King 1987). Pikkuaivojen toiminta on enimmäkseen ipsilateraalista, eli ne sekä vastaanottavat aistitietoa ipsilateraaliselta puolelta että säätelevät saman vartalonpuolen asentoja ja liikkeitä (King 1987).



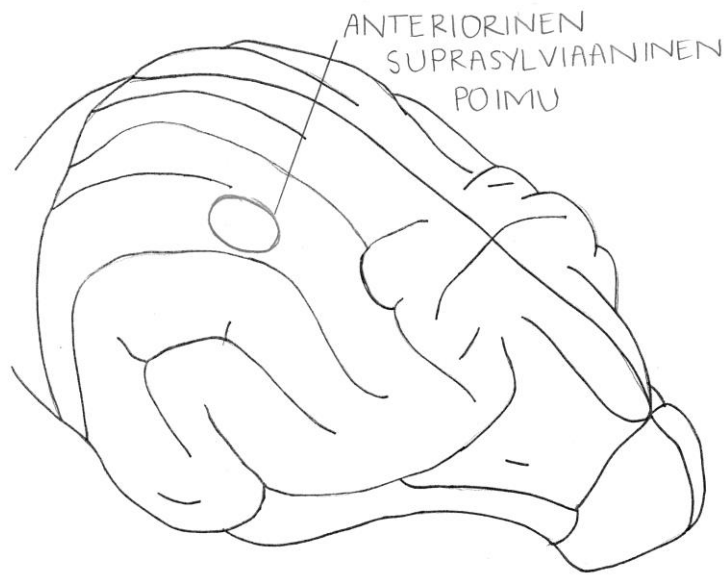
Kuva 7. Koiran pikkuaivot: *spinocerebellum*, *pontocerebellum* ja *vestibulocerebellum* (King 1987, kuva jälleenkäytetty kustantajan luvalla).

2.8.4 Tasapainoaistimusten käsittely isoavokuorella

Isoavokuori rekisteröi joitakin tasapaino- ja liikeaistimuksia, mutta se ei voi vaikuttaa tasapainon säilyttämiseen tai liikkeen säätelyyn sen jo tapahtuessa (King 1987). Liike- ja tasapainoaistia käsittelevä isoavokuori on useimmilla lajeilla luultavasti päälakilohkolla somatosensorisen alueen yhteydessä eli kaudaalisessa postcruciate-poimussa ja rostraalisessa suprasylviaanisessa poimussa (King 1987, de Lahunta & Glass 2009). Königin ja Liebichin (2008) mukaan tasapainoaistimuksia käsitellään kuitenkin rostraalisessa sylviaanisessa poimussa ohimolohkolla, joten vaikuttaa siltä, että proprioseptisten aistimusten paikantamista koiran isoavokuorelle on vielä selvitettävä.

Useiden muiden aistien tavoin myös tasapainoaistia on tutkittu enemmän kissalla kuin koiralla. Kissalla tasapainoärsykkeistä aktivoituva avokuorialue on varsin pieni, sillä

pääasiassa tasapainoistimuksien käsittely tapahtuu muualla aivoissa kuten koirallakin (Mills & Taylor 1974). Tasapainoa käsitellään kuitenkin myös isoivokuorella päälakilohkon anteriorisessa suprasylviaanisessa poimussa (kuva 8; Mills & Taylor 1974, Mergner ym. 1985). Myös anteriorinen ektosylviaaninen poimu ja anteriorinen suprasylviaaninen uurre vastaavat kissalla jonkin verran tasapainoärsykkeisiin (Mills & Taylor 1974).



Kuva 8. Tasapainoärsykeitä käsittelevän isoivokuorialueen mahdollinen paikka koiralla. Dorsolateraalinen näkymä, jossa koiran kuono sijaitsisi oikealla alhaalla.

2.9 LIIKEAIVOKUORI

Tässä tutkielmassa käsitellään aistiaivokuorien lisäksi liikeaivokuorta, sillä usealta aistiaivokuorialueelta on yhteyksiä liikeaivokuorelle ja liikkeet vaikuttavat suoraan koiran käyttäytymiseen. On myös tärkeää ymmärtää liikeaivokuoren viemä tila suhteessa muuhun aivokuoreen.

2.9.1 Liikeaivokuoren järjestys

Liikeaivokuori on tuntoaivokuoren vieressä ja myös järjestäytynyt samalla tavalla kuin tuntoaivokuori, eli koiran vartalon kartta voitaisiin piirtää myös liikeaivokuorelle. Vierekkäiset vartalonosat ovat yleensä myös liikeaivokuorella edustettuina vierekkäin

ja tarkkaa liikesäätelyä vaativat lihakset vievät ison tilan liikeaivokuorella. Useilla ruumiinosilla, joilla on iso alue tuntoaivokuorella, on iso alue myös liikeaivokuorella. Monet samaa ruumiiosaa käsittelevät liike- ja tuntoaivokuoren alueet sijaitsevat vierekkäin. (Sjaastad ym. 2010.)

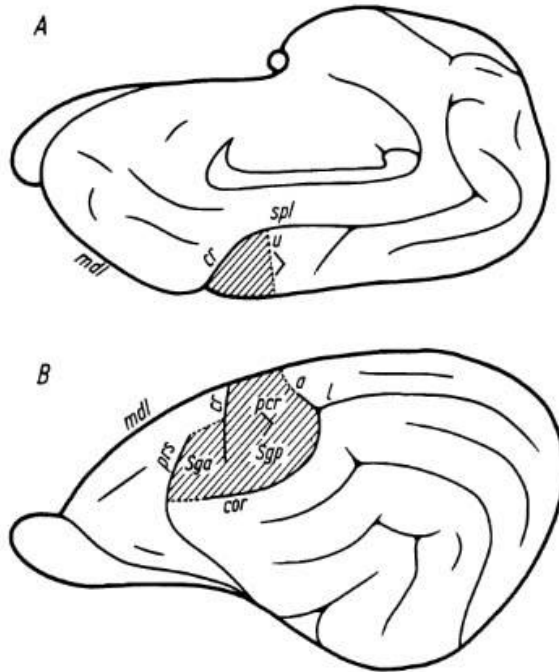
2.9.2 Liikeaivokuoren sijainti

Koiran liikeaivokuori sijaitsee päälakilohkolla rostraalisesti somatosensoriseen alueeseen nähden (Górska 1972, König & Liebich 2008, de Lahunta & Evans 2010, Sjaastad ym. 2010). Königin ja Liebichin (2008) mukaan nisäkkäillä liikeaivokuoren tarkka paikka on rostraalisessa postcruciate-poimussa, koronaalipoimussa, ventrolateraaliosassa precruciate-poimussa ja precruciate-uurteessa. Górskan (1972) mukaan koiralla tarkka sijainti on enimmäkseen sigmoidaalipoimussa.

Koiran liikeaivokuori vie koko posteriorisen ja anterioirisen sigmoidaalipoimun (kuva 9). Alue yltää posteriorisesta presylviaaniosasta uurteesta ansate-, lateraali- ja koronaaliuurteiden rajalle ja spleniaaliuurteesta koronaaliuurteeseen. Koiralla on kolme liikkeiden säätelyyn liittyvää aivokuorialuetta. Liikealue 1, presentraalinen alue, vastaa kontralateraaliosista, yksinkertaisista liikkeistä ja sijaitsee rostraalisessa posterioriosassa ja anterioriosassa sigmoidaalipoimussa, posterioriosassa cruciate-uurteessa ja anterioriosassa cruciate-uurteessa. Liikealue 2 eli lisäliikeaivokuori sijaitsee lateraaliosassa anterioriosassa sigmoidaalipoimussa, posterioriosassa presylviaaniosassa uurteessa ja anterioriosassa cruciate-uurteessa. Se vastaa monimutkaisemmista, bilateraaliosista liikkeistä, joiden aikaansaamiseksi tarvitaan suuri aivokuoriärsyke. Suurin osa alueesta 2 on varattu etujalan liikkeille. Lisäksi somatosensorisen alueen 1 ärsytys kaudaaliosassa posterioriosassa sigmoidaalipoimussa saa aikaan yksinkertaisia, kontralateraaliosia liikkeitä. (Górska 1972.)

Silmän liikealueet sijaitsevat anterioriosassa sigmoidaalipoimussa ja cruciate-uurteessa, ja hännän aivokuorialue on lähellä aivopuoliskon mediaaliosinämää. Vartalo on edustettuna liikeaivokuorella kahteen kertaan: cruciate- ja koronaaliuurteessa sekä presylviaaniosassa uurteessa ja anterioriosassa sigmoidaalipoimussa. Takajalkojen liikealue sijaitsee mediaaliosasta posterioriosassa sigmoidaalipoimussa, anterioriosassa cruciate-uurteessa ja anterioriosassa sigmoidaaliiuurteessa. Etujalkojen liikealue

puolestaan on edustettuna lateraalisesti sigmoidaalipoimussa, posteriorisessa presylviaanisessa uurteessa, cruciate-poimussa ja koronaaliuurteessa. Proksimaaliset jalkojen osat ovat edustettuina rostromediaalisesti ja distaaliset kaudolateraalisesti. (Górska 1972.)



Kuva 9. Raidoitetulla alueella on koiran liikeaivokuori (Górska 1972, kuva jälleenkäytetty kustantajan luvalla). A-kuvassa mediaalinen ja B-kuvassa dorsolateraalinen näkymä vasemmasta aivopuoliskosta. Koiran kuono sijaitsee vasemmalla. A-kuvassa aivot ovat ylösalaisin. mdl = keskiviiva, cr = cruciate-uurre, spl = spleniaaliuurre, u = nimeämätön kuoppa, prs = presylviaaninen uurre, sga = anteriorinen sigmoidaalipoimu, cor = koronaaliuurre, sgp = posteriorinen sigmoidaalipoimu, pcr = postcruciate-uurre, a = ansate-uurre, l = lateraaliuurre.

2.10 ASSOSIAATIOALUEET

2.10.1 Yleistä assosiaatioalueista

Assosiaatioalueilla jatkokäsittellään aistitietoa, määritellään sen tärkeyttä, verrataan sitä aikaisempiin kokemuksiin, sovelletaan tuleviin tapahtumiin ja ratkaistaan ristiriitoja (King 1987, König & Liebich 2008, Sjaastad ym. 2010). Myös koiran persoonallisuus muovautuu todennäköisesti pitkälti näiden alueiden avulla (King

1987). Assosiaatioalueilta on runsaasti yhteyksiä sekä eri puolille aivokuorta että aivojen sisäosiin, ja itse assosiaatioalueetkin koostuvat tiheästä interneuronien verkosta (King 1987, König & Liebich 2008). Assosiaatioalueet ovat yhteydessä myös muistiin ja oppimiseen (King 1987, König & Liebich 2008). Alueilla kulkee useita hermoratoja, jotka aktivoituvat harjoittelun ja säännöllisen käytön avulla, ja yhteyksiä myös limbiseen järjestelmään on paljon (King 1987). Mitä suuremman tilan assosiaatioalueet vievät aivokuoresta verrattuna projektioalueisiin, sitä fylogeneettisesti kehittyneempi ja kognitiivisesti lahjakkaampi laji on yleensä kyseessä (King 1987, Sjaastad ym. 2010). Koiralla assosiaatioalueet vievät noin viidesosan aivokuoresta (King 1987). Koiran aivokuorella voidaan erottaa kolme suurempaa assosiaatioaluetta: kognitiivinen, tulkitseva ja otsalohkon assosiaatioalue (King 1987). Muiden kuin otsalohkon assosiaatioalueen tehtävistä tai sijainnista ei kuitenkaan ole koiralla olemassa kovin tarkkaa tietoa.

2.10.2 Kognitiivinen assosiaatioalue

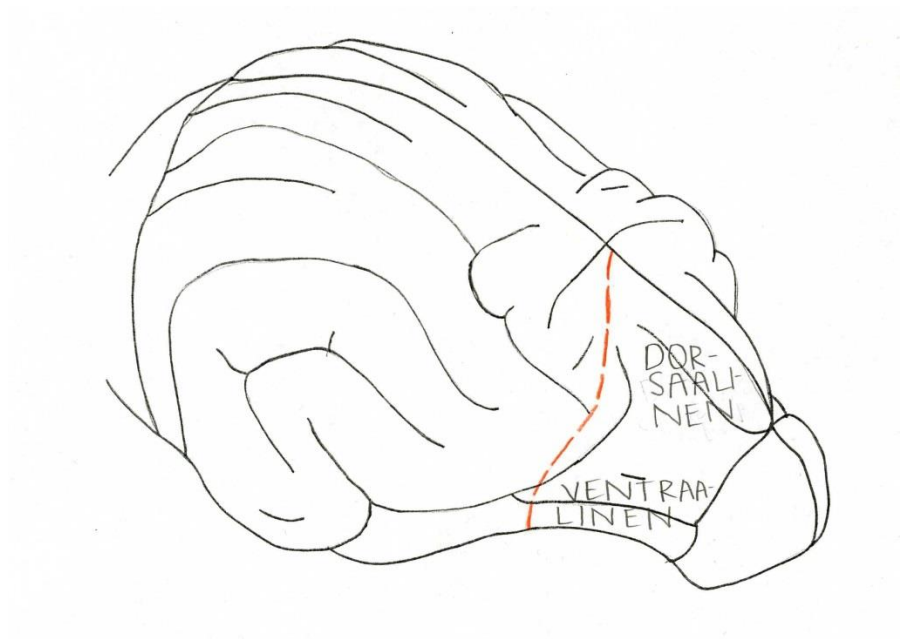
Kognitiivinen assosiaatioalue sijaitsee päälaki- ja takaraivolohkoilla (King 1987). Alueelle tulee runsaasti hermoratoja somatosensoriselta aivokuorelta (King 1987). Ihmisellä alueet liittyvät ympäröivän tilan hahmottamiseen ja kehon ärsykkeiden yhdistämiseen ympäröivään maailmaan, kuten ihoärsykkeen tunnistamiseen juuri tietyksi ärsykkeeksi (esimerkiksi kävelypohjan tunnistamiseen asfaltiksi tai kivikoksi; King 1987). Koiran päälaki- ja takaraivolohkojen assosiaatioalueilla on todennäköisesti samantyyppisiä tehtäviä kuin ihmisen assosiaatioalueellakin, mutta sen tarkkaa merkitystä ei ole täysin selvitetty (King 1987). Koiran päälakilohko aktivoituu hajuärsykkeiden jälkeen (Hirano ym. 2000). Hajuaistimusten alkupään käsittely tapahtuu pääasiassa aivojen ventraalipuolella (King 1987), joten koiran päälakilohkolla tapahtuu todennäköisesti ainakin hajuaistiin liittyvää assosiatiivista toimintaa. Jos assosiaatioalueen tehtävät ovat vastaavat kuin ihmisellä, koira hahmottaa mahdollisesti kognitiivisella assosiaatioalueella esimerkiksi hajuärsykkeiden suuntia.

2.10.3 Tulkitseva assosiaatioalue

Tulkitseva assosiaatioalue (interpretative association area) sijaitsee ohimolohkolla, ja siellä aikaisemmat kokemukset yhdistyvät uuteen aistitietoon (King 1987). Sekä ihmisellä että koiralla alueen tehtäviin kuuluvat aistimuksien merkitysten tulkinta, oppiminen, muistitiedon järjesteleminen ja aistimusten liikevasteiden säätely (King 1987). Alueelta on vahvoja yhteyksiä esimerkiksi muille assosiaatioalueille (Kosmal 2000) ja oppimisesta vastaavaan hippokampukseen (King 1987). Erityisesti koiran ohimolohkon anterodorsaalaisella sylviaanisella aivokuorella sekä ektosylviaanisella yhdistelmäalueella on polymodaalisia eli useaan aistiin liittyviä assosiaatiivisia alueita (Kosmal 2000). Sylviaanisella alueella yhdistyvät kuulo-, näkö- ja tuntoaistimukset, ja sieltä kulkee myös vahvoja yhteyksiä otsalohkon assosiaatioalueelle (Kosmal 2000). Ektosylviaanisella yhdistelmäalueella kuulo- ja tuntoaistia yhdistellään liikeaivokuoren liikekäskyihin, sillä alueelta kulkee hermoratoja parietaalilohkon postcruciate-alueelle (Kosmal 2000), jossa on liike- ja tuntoaivokuorta (Pinto Hamuy ym. 1956, Górska 1974). Myös sylviaaninen ja ektosylviaaninen assosiaatioalue ovat yhteydessä keskenään (Kosmal 2000).

2.10.4 Otsalohkon assosiaatioalue

Otsalohkon assosiaatioalue eli frontaaliassosiaatioalue on kaikista assosiaatioalueista huomattavimmin sitä suurempi ja erilaistuneempi, mitä fylogeneettisesti kehittyneempi laji on kyseessä (King 1987). Koiran otsalohkon assosiaatioalue on melko hyvin kehittynyt, ja se säätelee koiran persoonallisuutta ja valppautta (King 1987). Frontaaliassosiaatioalue jaetaan dorsaaliseen ja ventraaliseen osaan sen perusteella, millaisia yhteyksiä siihen tulee muualta aivokuorelta (kuva 10; Kosmal & Markow-Rajkowska 1987). Dorsaalinen osa vastaanottaa aistitietoa fylogeneettisesti nuoremista aivonosista ja ventraalinen osa taas vanhemmista aivonosista (Kosmal ja Markow-Rajkowska 1987, Rajkowska & Stepniewska 1989). Dorsaaliseen osaan kuuluvat otsalohkon premotorinen ja dorsaalinen prefrontaalinen alue ja ventraalinen osa koostuu ventraalisesta prefrontaalisesta alueesta (Kosmal & Markow-Rajkowska 1987, Rajkowska & Stepniewska 1989).



Kuva 10. Otsalohkon assosiaatioalue: dorsaalinen ja ventraalinen osa. Dorsolateraalinen näkymä, jossa koiran kuono sijaitsisi oikealla alhaalla.

Otsalohkon assosiaatioalueen dorsaaliseen osaan tulee hermoratoja tunto-, kuulo- ja näköaivokuorilta sekä suoraan että MD-tumakkeen eli mediodorsaalisen talamustumakeen kautta (Kosmal & Markow-Rajkowska 1987, Rajkowska & Stepniewska 1989). Pääasiassa radat tulevat aistien sekundäärisiltä aivokuorialueilta (Kosmal & Markow-Rajkowska 1987, Rajkowska & Stepniewska 1989). Näköhavaintoon liittyvät hermoradat tulevat frontaaliassosiaatiokuorelle suoraan posteriorisesta spleniaaliuurteesta, dorsaalista retrospleniaaliuurteesta ja kaudaalista suprasylviaanista uurteesta, jotka kaikki ovat näköaistimusten jatkokäsittelyyn keskittyviä alueita (Kosmal & Markow-Rajkowska 1987, Rajkowska & Stepniewska 1989). Joitakin hermoratoja tulee assosiaatioalueen dorsaaliseen osaan myös suoraan marginaalipoimusta (Kosmal & Markow-Rajkowska 1987) ja lateraalisen MD-tumakkeen kautta ulommasta polvitumakkeesta (Rajkowska & Stepniewska 1989).

Myös kuuloinformaatio tulee frontaaliassosiaatioalueelle kuulon jatkokäsittelyalueilta: dorsomediaalisesta ja posteriorisesta sylviaanista poimusta, posteriorisesta suprasylviaanista uurteesta ja anterioriselta ja posterioriselta ektosylviaaniselta alueelta (Kosmal & Markow-Rajkowska 1987, Rajkowska & Stepniewska 1989, Kosmal 2000). Tietoa tulee sekä suoraan frontaaliassosiaatioalueelle että mediaalisen ja

lateraalisen MD-tumakkeen kautta, mutta kuulon ja näön kohdalla MD-hermoradat ovat kuitenkin heikkoja verrattuna suoriin ratoihin (Kosmal & Markow-Rajkowska 1987, Rajkowska & Stepniewska 1989). Otsalohkon dorsaaliosaan tulee hermoratoja myös anteriorisesta ektosylviaanisesta poimusta ja uurteesta sekä suprasylviaanisesta uurteesta eli sekundääriselta tuntoaivokuorelta, joka on sekin keskittynyt aistimusten jatkokäsittelyyn (Kosmal & Markow-Rajkowska 1987).

Otsalohkon assosiaatioalueen ventraalinen osa käsittelee hajuaistimuksia (Kosmal & Markow-Rajkowska 1987, Rajkowska & Stepniewska 1989). Hajuaisti kuitenkin poikkeaa muista dorsaalilohkolle yhdistyvistä aisteista siinä, että yhteydet tulevat pääasiassa primäärisiltä hajualueilta: piriformilohkon anteriorisesta prepiriformisesta osasta ja keskimmäisestä periamygdaloidisesta osasta (Kosmal & Markow-Rajkowska 1987, Rajkowska & Stepniewska 1989). Tämän tiedon perusteella hajuaistia voidaan pitää erityisen tärkeänä koiralle (Rajkowska & Stepniewska 1989). Hermoradat kulkevat otsalohkolle sekä suoraan että mediaalisen MD-tumakkeen kautta (Rajkowska & Stepniewska 1989). Myös sekundäärinen hajuaivokuori eli entorinaalinen alue, hajun jatkokäsittelyyn osallistuva subkallosaalinen alue, anteriorinen hajutumake ja hajukyhmy yhdistyvät frontaalilohkoon MD-tumakkeen kautta (Kosmal & Markow-Rajkowska 1987, Rajkowska & Stepniewska 1989).

Ventraaliseen otsalohkon assosiaatioalueeseen on vahvemmat yhteydet limbisen järjestelmän eri osista kuin dorsaaliseen (Kosmal & Markow-Rajkowska 1987, Rajkowska & Stepniewska 1989). Dorsaaliseen osaan taas kulkee hermoratoja myös liikeaivokuorelta, lähinnä precruciate-poimusta, toisin kuin ventraaliseen (Kosmal & Markow-Rajkowska 1987). Esimerkiksi mantelitumakkeesta ja subkallosaaliselta alueelta on yhteyksiä vain ventraaliseen osaan (Kosmal & Markow-Rajkowska 1987, Rajkowska & Stepniewska 1989). Toisaalta insulaarinen aivokuori ja pihtipoimu yhdistyvät molempiin otsalohkon assosiaatioalueen osiin (Kosmal & Markow-Rajkowska 1987). Aivosaaressa eli insulan dorsaalisisistä osista lähtevät hermoradat kulkevat dorsaaliseen frontaaliassosiaatioalueeseen ja ventraalisista osista lähtevät radat vastaavasti ventraaliseen (Kosmal & Markow-Rajkowska 1987). Pihtipoimun anteriorinen osa yhdistyy ventraalisen frontaaliassosiaatioalueeseen ja mediaalinen ja posteriorinen osa yhdistyvät dorsaaliseen (Kosmal & Markow-Rajkowska 1987).

Pitkälle käsitelty aistimukset yhdistyvät tätä kautta myös tunnetiloihin ja motivaatioon (Kosmal & Markow-Rajkowska 1987).

3 POHDINTA

Koiran eri aistien aivoperustaa ei juurikaan ole aikaisemmin koottu yhdeksi tietopaketiiksi. Yksittäisiä eri aistien aivoperustaan liittyviä tutkimuksia on melko paljon, mutta aisteihin ei ole keskitytty tasaisesti: esimerkiksi koiran kuuloaistin aivoperustasta on löydettävissä useita laajoja tutkimuksia, mutta makuaistin aivoperustasta on vain muutama suppea tutkimus. Tutkimusten kohdentaminen ei myöskään ole perustunut eri aistien tärkeyteen koiralle, sillä esimerkiksi koiralle tärkeän hajuaistin aivoperustasta ei ole saatavilla kovin monia tutkimuksia. Tämän takia myös oma tutkielmani on painottunut hieman harhaanjohtavasti, sillä olen käsitellyt eniten niitä aisteja, joista on eniten tietoa.

Tutkielmassani käyttämieni tutkimusten tieteellinen taso oli mielestäni vaihtelevaa. Tutkimuksissa käytettyjen koekoirien määrät olivat useissa tutkimuksissa hyvin pieniä, mikä heikensi joissakin tutkimuksissa tulosten uskottavuutta, mutta oli toisaalta välttämätöntä tutkimusetiikan takia. Useimmissa tutkimuksissa tutkimusmenetelmät olivat kuitenkin hyvin perusteltuja ja vaikuttivat luotettavilta. Monissa tutkimuksissa mitattiin koiran aivojen sähköistä toimintaa päähän laitettujen elektrodien avulla tai tutkittiin aivoihin injektoidun väriaineen kulkua. Joidenkin aistien aivoperustasta koiralla on niin vähän tutkimusta, että tässä tutkielmassa oli hyödynnettävä jokainen tutkimus niiden tieteellisestä laadusta riippumatta.

Olen käyttänyt tutkielmassani joidenkin aistien aivoperustan kohdalla myös kissatutkimuksia tai yleisesti nisäkkäistä tai lihansyöjistä kertovaa oppikirjamateriaalia, jos en ole löytänyt koirasta riittävästi tietoa. On kuitenkin muistettava, että vaikka koiran aivotoiminnassa on useita yhtäläisyyksiä kissaan ja muihin nisäkkäisiin, niitä ei voida aina yleistää samanlaisiksi. Tämän takia olen kissan aivotoiminnoista kirjoittaessani maininnut, että yhtäläisyydet koiraan ovat mahdollisia, mutta eivät varmoja.

Kissojen aivotutkimukset ovat usein menneet koiratutkimusten edelle, joten koirien aistien aivoperustassa on vielä todella paljon selvitettävää. Koiran näköaistin aivokäsittelystä on melko paljon tutkimuksia, mutta selkeä aivokuoriedustus ja mahdolliset eri tehtäviin keskittyvät näköalueet aivokuorella ovat yhä hämärän peitossa. Hajuaisti on yksi koiran tärkeimmistä aisteista, mutta sen aivoperustaa on alettu kunnolla selvittää vasta aivan viime aikoina (Jia ym. 2014). Myöskään koiran iso-aivokuoren maku- ja tasapainoalueista ei ole ollenkaan olemassa yksiselitteistä tietoa. Assosiaatioalueistakin on otsalohkon assosiaatioaluetta lukuunottamatta hyvin vähän tietoa, vaikka juuri niiden avulla voitaisiin ymmärtää, miten koira yhdistelee aistitietoa ja todella kokee maailmaa.

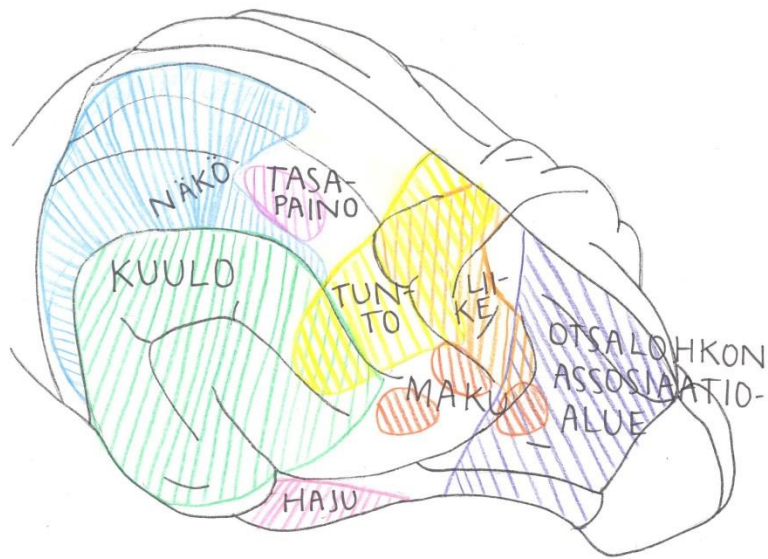
Eettiset ongelmat ovat pitkään rajoittaneet koirien aivotutkimusta. Erityisesti vanhemmissa tutkimuksissa koiria on usein pidetty pitkään anestesiassa, niiden aivoja on käsitelty voimakkaasti ja koirat on usein lopetettu tutkimuksissa tai niiden jälkeen (esimerkiksi Tunturi 1950, Pinto Hamuy ym. 1956, Zernicki & Santibañez 1971). Tällaisia invasiivisia tutkimuksia ei ole enää sallittua tehdä useimmissa maissa. Suomen laissa tieteellisiin tai opetustarkoituksiin käytettävien eläinten suojelusta (497/2013, 13 §) käsketään välttämään koe-eläinten kuolemaa ja kielletään tutkimustoimenpiteet, joihin liittyy vakavaa kipua, tuskaa tai kärsimystä. Vanhojen tutkimustapojen tilalle onkin nyt kehitetty eettisempiä tutkimusmenetelmiä, joiden myötä koirankin aivotutkimuksella on hyvät mahdollisuudet kasvaa (esimerkiksi Berns ym. 2012, Törnqvist ym. 2013, Jia ym. 2014).

Koirien aivotutkimuksiin liittyy usein mahdollisia eettisiä ongelmia, vaikka koirat eivät varsinaisesti kärsisikään itse koetilanteessa. Tutkimuksissa on hyvin usein käytetty anestesiaa (esimerkiksi Stepniewska & Rajkowska 1989, Kosmal 2000, Willis ym. 2001), sillä toimenpiteet olisivat olleet kivuliaita koiran ollessa hereillä tai niissä on vaadittu koiran pysymistä täysin paikallaan. Anestesiaan liittyy kuitenkin useita riskejä, kuten hypotermia, hypoksia, rytmihäiriöt ja sydämen hypo- tai hypertensio (Räihä ym. 2003), joten tutkimuskäytössä olisi hyvä harkita vaihtoehtoja anestesialle. Esimerkiksi ei-invasiivinen elektroenkefalografia tai toiminnallinen magneettikuvaus ovat koiraystävällisiä tutkimustapoja, joissa hereillä olevat koirat opetetaan tutkimustilanteeseen positiivisen vahvistamisen avulla (Berns ym. 2012, Törnqvist ym. 2013, Jia ym. 2014). Toinen eettinen kysymys liittyy ainoastaan tutkimusta varten

kasvatettujen koirien käyttöön. Pelkästään vapaaehtoisten omistajien kotikoirista voisi kuitenkin olla vaikeaa saada kerättyä tarpeeksi suuret ja homogeeniset tutkimuspopulaatiot. Lisäksi on mietittävä, onko tärkeämpää yksittäisen koiran vai yleisesti koirien etu. Kun saadaan tietoa koirien aivojen ja aistien toiminnasta sekä kokemusmaailmasta, pystytään esimerkiksi edistämään koirien yleistä hyvinvointia sekä neurologisten sairauksien diagnosointia ja hoitoa. Samalla kuitenkin olisi pidettävä huolta, että koe-eläimenä olevilla koirilla olisi mahdollisimman hyvät elinolot eivätkä ne kärsisi tutkimusten vuoksi.

Tutkielmassani olen yrittänyt yhdistää tämänhetkisen tiedon koiran eri aistien aivoperustasta yhdeksi kokonaisuudeksi, josta olisi hyötyä sekä koirien omistajille että eläinlääkäreille ja tutkijoille. Toivon, että koirien omistajat voisivat tämän perusteella ymmärtää paremmin lemmikkiensä toimintaa ja eläinlääkärit potilaidensa oireiden taustoja. Koiran aistien aivoperustan tutkiminen voi myös edistää vastaavien ihmisen aistien aivoperustan ymmärtämistä. Tutkijoille toivon tutkielmani avaavan erityisesti tämän hetken tilannetta ja selvittävän heille sitä, miten paljon koiran aistien aivoperustassa riittää vielä kartoitettavaa.

4 YHTEENVETO



Kuva 11. Koiran aistien käsittelyalueet aivokuorella. Dorsolateraalinen näkymä, jossa koiran kuono on oikealla. Kuvaan ei ole merkattu kognitiivista tai tulkitsevaa assosiaatioaluetta, sillä niiden tarkasta sijainnista koiralla ei ole tietoa. Kuvan alueet on arvioitu seuraavien lähteiden perusteella: näkö Aquirre ym. 2007 ja de Lahunta & Glass 2010, kuulo Kosmal 2000, tunto Pinto Hamuy ym. 1956, liike Górska 1974, tasapaino Mills & Taylor 1974, maku Kitchell 1978, Zernicki & Santibañez 1971 ja Niimi ym. 1989, haju Jia ym. 2014, otsalohkon assosiaatioalue Rajkowska & Stepniewska 1989.

Kuvassa 11 on yhdistetty kaikki koiran aistinalueet sekä liikealue yhdeksi koiran aivokuoren kartaksi. Näköalue sijaitsee takaraivo- ja ohimolohkoilla, kuuloalue ohimolohkolla, makualue otsa-, ohimo- tai päälakilohkolla, hajualue aivojen ventraalipuolella ja tunto- ja tasapainoalueet päälakilohkolla. Koiralle hajuaisti on erittäin tärkeä, ja sen takia hajuaivokuori vie esimerkiksi ihmiseen verrattuna suuren alueen ventraalisesta aivokuoresta, josta näkyy kuvassa vain osa. Myös kuulo- ja näköalueilla on melko paljon tilaa aivokuorella. Sen sijaan makualue ei ole kovin tärkeä esimerkiksi hajuaistiin verrattuna ja tasapaino- ja liikeaistimukset käsitellään enimmäkseen pikkuaivoissa, joten näiden aistien iso-aivokuorialueet ovat melko pienet.

Assosiaatioalueet sijaitsevat otsa-, ohimo-, päälaki- ja takaraivolohkoilla. Niihin kulkee runsaasti hermoratoja kaikilta aistinalueilta, ja ne yhdistelevät eri aistien tuomia viestejä ja tulkitsevat sitä kautta koiran kokemaa maailmaa. Aistimuksia muokataan myös muualla aivoissa, esimerkiksi talamuksessa ja tunnetiloja säätelevässä limbisessä järjestelmässä, jotka myös yhdistyvät assosiaatioalueille. Assosiaatioalueiden koko on suhteessa lajin fylogeneettiseen kehittyneisyyteen, ja koiralla nämä alueet vievät noin viideosan aivokuoresta (King 1987).

Myös päälakilohkon liikeaivokuorelta on runsaasti yhteyksiä aistien projektioalueille sekä assosiaatioalueille. Liikealueen kautta assosiaatioalueilla yhdisteltyä aistitietoa sovelletaan eteenpäin liikkeisiin.

Tällä hetkellä eniten tietoa on koiran tunto- ja kuuloaistista sekä otsalohkon assosiaatioalueesta. Kaikkien muiden aistien kohdalla on vielä melko paljon selvitetävää. Erityisesti näköaivokuoresta ja assosiaatioalueista olisi tärkeää saada lisätietoa, sillä ne ovat erityisen tärkeitä koiralle ja vaikuttavat voimakkaasti sen kokemusmaailmaan.

LÄHTEET

Aguirre GK, Komáromy AM, Cideciyan AV, Brainard DH, Aleman TS, Roman AJ, Avants BB, Gee JC, Korczykowski M, Hauswirth WW, Acland GM, Aguirre GD, Jacobson SG. Canine and human visual cortex intact and responsive despite early retinal blindness from RPE65 mutation. *PLoS Med* 2007, 4: e230.

Berns GS, Brooks AM, Spivak M. Functional MRI in awake unrestrained dogs. *PLoS One* 2012, 7: e38027.

Bubna-Littitz H. Sensory physiology and dog behaviour. Teoksessa: Jensen P (toim.) The behavioural biology of dogs. 1. p. CAB international, Trowbridge 2007.

Datta R, Lee J, Duda J, Avants BB, Vite CH, Tseng B, Gee JC, Aguirre GD, Aguirre GK. A digital atlas of the dog brain. *PLoS One* 2012, 7: e52140.

Fogle B. The dog's mind. 1. p. Penguin Group, Lontoo 1990.

Górska T. Functional organization of cortical motor areas in adult dogs and puppies. *Acta Neurobiol Exp* 1974, 34: 171-203.

Hirano Y, Oosawa T, Tonosaki K. Electroencephalographic olfactometry (EEGO) analysis of odour responses in dogs. *Res Vet Sci* 2000, 69: 263-265.

Jia H, Pustovyy OM, Waggoner P, Beyers RJ, Schumacher J, Wildey C, Barrett J, Morrison E, Salibi N, Denney TS, Vodyanoy VJ, Deshpande G. Functional MRI of the olfactory system in conscious dogs. *PLoS One* 2014, 9: e86362.

King AS. Physiological and clinical anatomy of the domestic mammals. Volume 1: Central nervous system. 1. p. Oxford University Press, Oxford 1987.

Kitchell RL. Taste perception and discrimination by the dog. *Adv Vet Sci Comp Med* 1978, 22: 287-314.

Kosmal A. Organization of connections underlying the processing of auditory information in the dog. *Prog Neuro-Psychopharmacol & Biol Psychiath* 2000, 24: 825–854.

König HE, Liebich H-G. Veterinary anatomy of domestic mammals. 4. p. Schattauer, Stuttgart 2009.

de Lahunta A, Glass E. Veterinary neuroanatomy and clinical neurology. 3. p. Saunders Elsevier, St. Louis 2009.

de Lahunta A, Evans HE. Guide to the dissection of the dog. 7. p. Saunders Elsevier, St. Louis 2010.

Laki tieteellisiin tai opetustarkoituksiin käytettävien eläinten suojelusta 497/2013. <http://www.finlex.fi/fi/laki/alkup/2013/20130497#Pid190619>, haettu 29.1.2014.

Malinowska M, Kosmal A. Connections of the posterior thalamic region with the auditory ectosylvian cortex in the dog. J Comp Neurol 2003, 467: 185-206.

Markow-Rajkowska G, Kosmal A. Organization of cortical afferents to the frontal association cortex in dogs. Acta Neurobiol Exp 1987, 47: 137-161.

Mergner T, Becker W, Deecke L. Canal-neck interaction in vestibular neurons of the cat's cerebral cortex. Exp Brain Res 1985, 61: 94-108.

Miller PE, Murphy CJ. Vision in dogs. J Am Vet Med Assoc 1995, 207: 1623-1634.

Mills KR, Taylor A. The projection of the vestibular nerve to the cerebral cortex in the cat. J Physiol 1974, 239: 165-178.

Neitz J, Geist T, Jacobs GH. Color vision in the dog. Vis Neurosci 1989, 3: 119-125.

Niimi K, Miyata Y, Matsuoka H. Thalamic projections to the cortical gustatory area in the cat studied by retrograde axonal transport of horseradish peroxidase. J Hirnforsch 1989, 30: 583-593.

Ofri R. Electrophysiological and histological mapping of the cortical area of central vision in dog. Gainesville, Florida 1993.

Palmer LA, Rosenquist AC, Tusa RJ. The retinotopic organization of lateral suprasylvian visual areas in the cat. J Comp Neurol 1978, 177: 237-256.

Pinto Hamuy T, Bromiley RB, Woolsey CN. Somatic afferent areas 1 and 2 of dog's cerebral cortex. J Neurophysiol 1956, 19: 485-499.

Räihä M, Raekallio M, Räihä J, Kuusela E. Anestesian ongelmia ja vaaratilanteita. Teoksessa: Attila M, Kuusela E, Raekallio M, Vaino O (toim.) Eläinanestesiologia. 3. p. Helsingin yliopisto, Helsinki 2003.

Sjaastad OV, Sand O, Hove K. Physiology of domestic animals. 2. p. Scandinavian Veterinary Press, Oslo 2010.

Stepniewska I, Rajkowska G. The sensory projections to the frontal association cortex in the dog. *Acta Neurobiol Exp* 1989, 49: 299-310.

Tunturi AR. Frequency arrangement in anterior ectosylvian auditory cortex of dog. *Am J Physiol* 1962, 203: 185-193.

Tunturi AR. Physiological determination of the boundary of the acoustic area in the cerebral cortex of the dog. *Am J Physiol* 1950, 160: 395-401.

Tusa RJ, Palmer LA. Retinotopic organization of areas 20 and 21 in the cat. *J Comp Neurol* 1980, 193: 147-164.

Tusa RJ, Palmer LA, Rosenquist AC. The retinotopic organization of area 17 (striate cortex) in the cat. *J Comp Neurol* 1978, 177: 213-235.

Tusa RJ, Rosenquist AC, Palmer LA. Retinotopic organization of areas 18 and 19 in the cat. *J Comp Neurol* 1979, 185: 657-678.

Törnqvist H, Kujala MV, Somppi S, Hänninen L, Pastell M, Krause CM, Kujala J, Vainio O. Visual event-related potentials of dogs: a non-invasive electroencephalography study. *Anim Cogn* 2013, 16: 973-82.

Van Essen DC. Visual areas of the mammalian cerebral cortex. *Ann Rev Neurosci* 1979, 2: 227-261.

Willis CKR, Quinn RP, McDonnell WM, Gati J, Partlow G, Vilis T. Functional MRI activity in the thalamus and occipital cortex of anesthetized dogs induced by monocular and binocular stimulation. *Can J Vet Res* 2001, 65: 188-195.

Zernicki B, Santibañez G. Alimentary and acid avoidance instrumental conditioned reflexes in dogs after ablation of the anterior composite gyrus (gustatory cortex). *Acta Neurobiol Exp* 1971, 31: 365-371.